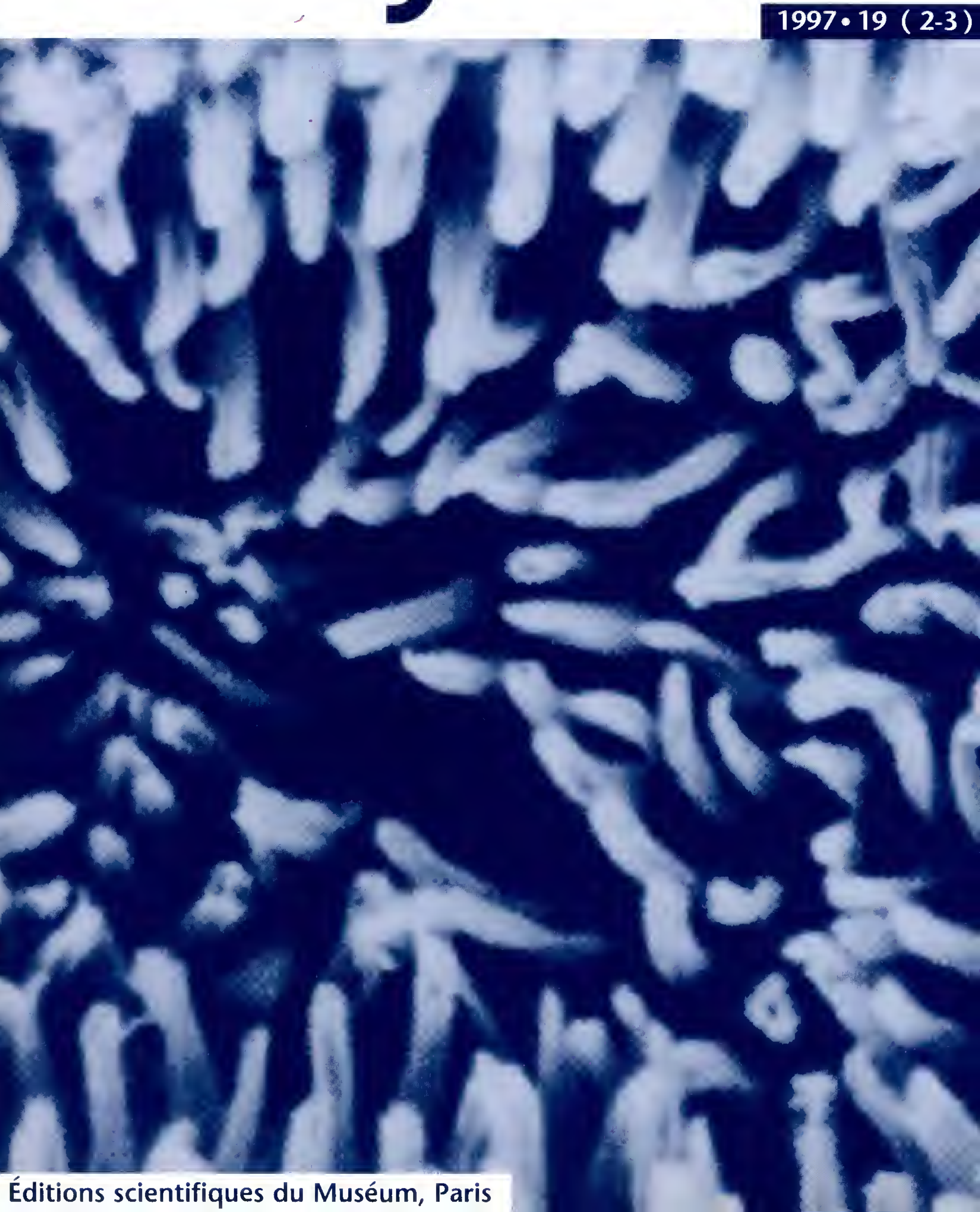
zoosystema

1997 • 19 (2-3)



Éditions scientifiques du Muséum, Paris

zoosystema fait suite,
avec la même tomaison, au Bulletin du
Muséum national d'Histoire naturelle,
4e série, section A, Zoologie.

Abonnements pour l'année 1997 (prix HT)
Annual subscription rates 1997 (excluding VAT)

Abonnement général / *General subscription* : 1 800 FF
zoosystema : 800 FF
adansonia : 500 FF
geodiversitas : 800 FF

zoosystema peut être obtenu par voie d'échange.
Pour toutes informations s'adresser à :
zoosystema *may be obtained on an exchange basis.*
For further information please write to:

Service des périodiques et des échanges de la
Bibliothèque centrale du Muséum national
d'Histoire naturelle
38 rue Geoffroy Saint-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (33) (0)1 40 79 36 41
Fax : (33) (0)1 40 79 36 56

zoosystema

Éditions scientifiques du Muséum, Paris

Sea snakes from New Caledonia and the Loyalty Islands (Elapidae, Laticaudinae and Hydrophiinae)

Ivan INEICH
Laboratoire de Zoologie (Reptiles & Amphibiens), Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Arne R. RASMUSSEN
Zoological Museum, University of Copenhagen, Universitetsparken 15, DK-2100 Copenhagen (Denmark)

KEY WORDS
New Caledonia, Loyalty Islands, sea snakes, Elapidae, Laticaudinae, Hydrophiinae, MNHN collections.

ABSTRACT
The collections of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, include 198 sea snakes from New Caledonia and the Loyalty Islands, representing twelve species. *Hydrophis macdowelli* and *H. spiralis* are reported for the first time, *Hydrophis major* and *H. ornatus* confirmed for the area, while the previous record of *H. gracilis* is attributed to *H. coggeri*. Only *H. caerulescens*, reported from this area, was not present in our material. A key is provided for all sea snakes known from New Caledonia and the Loyalty Islands.

MOTS CLÉS
Nouvelle-Calédonie, îles Loyauté, serpents marins, Elapidae, Laticaudinae, Hydrophiinae, collections MNHN.

RÉSUMÉ
Les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, renferment 198 spécimens de serpents marins de Nouvelle-Calédonie et des îles Loyauté. Ce matériel comprend douze espèces. *Hydrophis macdowelli* et *H. spiralis* sont mentionnés pour la première fois, *H. major* et *H. ornatus* sont confirmés pour la région, tandis que la mention d'*H. gracilis* est attribuée à *H. coggeri*. Seul *Hydrophis caerulescens*, signalé de la région, n'est pas présent dans le matériel examiné. Une clé d'identification des serpents marins de Nouvelle-Calédonie et des îles Loyauté est fournie.

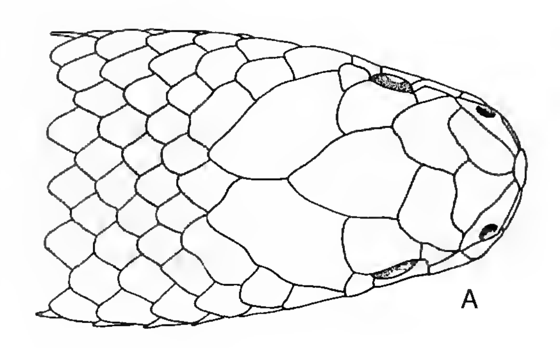
INTRODUCTION

A comprehensive collection of sea snakes from New Caledonia and the Loyalty Islands, collected and donated (1990) by Philippe Bourret and Pierre Laboute, gives a most welcome opportunity to review the whole sea snakes collection from this area in the MNHN. The most recent review of the sea snakes from New Caledonia is the one by Bauer & Vindum (1990), who confirmed the occurrence of the following eight species: *Acalyptophis peroni*, *Aipysurus duboisi*, *A. laevis*, *Emydocephalus annulatus*, *Hydrophis coggeri*, *Laticauda colubrina*, *L. laticaudata* and *Pelamis platurus*. Further, Bauer & Vindum (1990) mentioned three species - *Hydrophis gracilis*, *H. major* (formerly *Disteira major*, see Rasmussen 1995) and *H. ornatus* - as being reported in the literature, but not verified by themselves.

The present study adds two species to Bauer & Vindum's list (1990) (*Hydrophis macdowelli* and *H. spiralis*), confirms two others (*H. major* and *H. ornatus*) and attributes the initial report of *H. gracilis* by Gail & Rageau (1958) to *H. coggeri*, thus giving a total of thirteen species (twelve confirmed, one unconfirmed) from New Caledonia and the Loyalty Islands.

MATERIAL AND METHODS

A total of 198 sea snake specimens from New Caledonia and the Loyalty Islands - all located in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN) - was examined during this study (Appendix). Using the key given below, it is important to remember that the number of scale rows around the neck is the minimum count and the count around the body the maximum count. To be sure to find the minimum count around the neck, it is necessary to count the scale rows three or four times, starting one-and-a-half head length behind the head. When counting the scale rows around the body, the maximum is normally just behind the mid-body, but again to be sure of finding the maximum, it is a good idea to make three or four counts between the mid-body and the vent. The general distribution of each species from New Caledonia and the Loyalty Islands, taken from Rasmussen (submitted), is mentioned in the key. The names of the recognised taxa follow Golay *et al.* (1993), except for *Disteira* which is currently considered a subjective synonym of *Hydrophis*, in accordance with Rasmussen (1995).



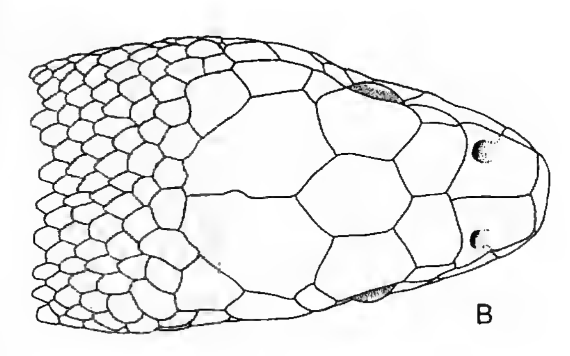


FIG. 1. — Dorsal view of the head of *Laticauda laticaudata* (**A**) and *Hydrophis ornatus* (**B**), respectively showing the presence and the absence of internasals.

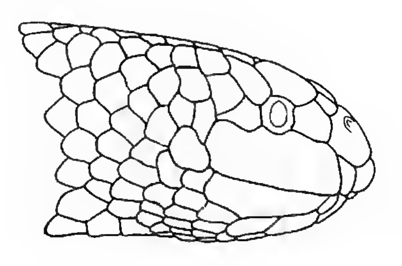


FIG. 2. — Lateral view of the head of *Emydocephalus annulatus*, showing the three supralabials, the second very elongated.

Key to the sea snakes of New Caledonia and the Loyalty Islands

1. a. Nasals separated by the internasals (Fig. 1A) 2
   b. Nasals not separated by the internasals (Fig. 1B) 3

2. a. 19 scale rows around body; upper lip dark .... *Laticauda laticaudata*
   General distribution: East India, Indo-Malayan Archipelago, South China Sea, Philippines, Indonesia and Australian region.
   b. 21-25 scale rows around body; upper lip yellow .... *Laticauda colubrina*
   General distribution: East India, Indo-Malayan Archipelago, South China Sea, Philippines, Indonesia and Australian region.

3. a. Three supralabials, second very elongated (Fig. 2) .... *Emydocephalus annulatus*
   General distribution: North Australia, from Timor Sea in west to Loyalty Islands in east.
   b. More than four supralabials 4

4. a. Ventrals large, each at least three times as broad as adjacent body scales 5
   b. Ventrals small or absent, each not more than twice as broad as adjacent body scales 6

5. a. 19 scale rows around body .... *Aipysurus duboisi*
   General distribution: from western Australia to New Caledonia in east and New Guinea in north.
   b. 21-23, rarely 25, scale rows around body .... *Aipysurus laevis*
   General distribution: from western Australia to Loyalty Islands in east and New Guinea in north.

6. a. Spines present on rear edge of some of the head shields .... *Acalyptophis peroni*
   General distribution: Gulf of Thailand, Vietnam and the Australian region.
   b. Spines absent from head shields 7

7. a. Head elongated, with snout bill-like and flattened, gape opening very wide, colour pattern normally black dorsally and yellow ventrally (Fig. 3) .... *Pelamis platurus*
   General distribution: Indian Ocean and Pacific.
   b. Head not elongated, body normally with bands 8

8. a. At least 30 scale rows around neck 9
   b. Less than 30 scale rows around neck 12

9. a. At least 9 maxillary teeth behind poisonfang 10
   b. Less than 9 maxillary teeth behind poisonfang 11

10. a. At least 14 maxillary teeth behind poisonfang .... *Hydrophis caerulescens*
    General distribution: Indian Ocean, Indo-Malayan Archipelago, South China Sea, Indonesia, Arafura Sea and Gulf of Carpentaria.
    b. Less than 14 maxillary teeth behind poisonfang .... *Hydrophis ornatus*
    General distribution: Indian Ocean, Indo-Malayan Archipelago, South China Sea, Philippines, Indonesia, northern Australia and southern New Guinea.

11. a. Less than 280 ventrals .... *Hydrophis major*
General distribution: western Australia to New Caledonia in east.
b. At least 280 ventrals 12

12. a. Flanks of body with two or three series of markings, head very small and body compressed posteriorly .... *Hydrophis macdowelli*
General distribution: northern Australia and New Caledonia.
b. Flanks of the body without two or three series of markings 13

13. a. Interspaces between dark bands 2-4 times broader than bands behind ....
.... *Hydrophis spiralis*
General distribution: Indian Ocean, Indo-Malayan Archipelago, South China Sea and Indonesia.
b. Interspaces between dark bands same as or smaller than bands behind ....
.... *Hydrophis coggeri*
General distribution: North coast of Australia, New Caledonia, Vanuatu and Fiji.

DISCUSSION

Bavay (1869) recorded a specimen of *Hydrophis protervus* Jan, 1859 from Lifou. Later Boulenger (1896) synonymised *H. protervus* with *Disteira major* and included the specimen from Lifou. This action was followed by Roux (1913), whereas Smith (1926) synonymised *H. protervus* with *H. caerulescens*, without mentioning the specimen from Lifou. Following Roux (1913), Gail & Rageau (1958) probably considered the specimen from Lifou as *H. caerulescens*. In addition, they mentioned three other specimens from New Caledonia and île des Pins, which they also identified as *H. caerulescens*. Saint Girons (1964) examined a female sea snake from New Caledonia and identified it as *H. caerulescens* as well.

Gail & Rageau (1958) recorded *Microcephalophis gracilis* (actually *Hydrophis gracilis*) for the first time from New Caledonia.

In 1985 Minton & Dunson cited Gail & Rageau (1958) as reporting Forné's (1888) record of *H. ornatus ocellatus* from New Caledonia. It was neither possible for us to see Forné's (1888) paper, and we only find *Hydrophis* sp. in Gail & Rageau's (1958) report of Forné (1888), thus indicating that Minton & Dunson (1985) were misquoted. Moreover, Boulenger (1896) mentioned a *Hydrophis* sp., synonymised under *Disteira major*, as the only specimen mentioned by Forné (1888). Forné's (1888) specimen was not mentioned neither by Wall (1909) nor by Smith (1926).

The sea snake material from MNHN adds two new records from the waters of New Caledonia:

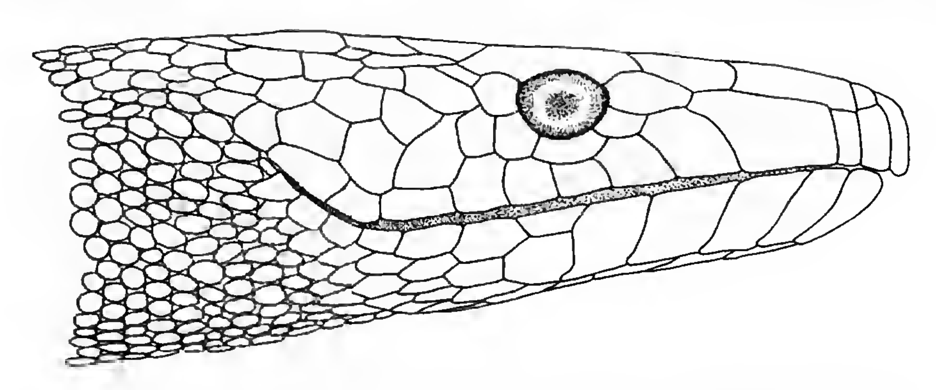


Fig. 3. — Lateral view of the head of *Pelamis platurus*, showing the flattened snout and the very wide gape.

H. macdowelli and *H. spiralis*. It is not surprising to find *H. macdowelli* in New Caledonian waters as this species has been found in northern Australia, tropical Queensland and on Chesterfield Reefs (Cogger 1975: *Hydrophis* sp.; Dunson 1975: *Hydrophis* sp., fig. 4, left hand; Minton & Dunson 1985: *Hydrophis* sp. 2). However, it is surprising to find *H. spiralis*, which has only been caught in Asian waters (Smith 1943; Golay *et al.* 1993) (see below, under discussion of *H. ornatus*).

We have examined one specimen determined by Gail & Rageau (1958) as "*M. gracilis*" [*Microcephalophis gracilis*] (MNHN 1994.6991), and two specimens determined as *H. caerulescens* (MNHN 1994.3130 and 1994.3132). All three specimens correspond to *H. coggeri*, hence we delete *H. gracilis* from the list of New Caledonian sea snakes. We can confirm the occurrence of *H. major* from New Caledonia, as we have four specimens from that area, and at least one of them was collected in the nineteenth century (MNHN 5945, see Appendix), perhaps corresponding to Forné's (1888) *Hydrophis* sp. We can also confirm the occurrence of *H. ornatus* from New Caledonia, despite the fact that earlier records of this species in the literature may be erroneous. Comparing *H. ornatus* from New Caledonia with specimens from the coast of Australia, the New Caledonia specimens look like typical *H. ornatus ornatus* from Asia, as they do not have the deep body with many ocelli on the flank like the Australian *H. o. ocellatus* specimens. Likewise, the number of scale rows around the body is similar to the one of *H. o. ornatus*, whereas *H. o. ocellatus* has a higher number of scale rows around the body. Taking into account *H. spiralis*, *L. laticaudata* and *L. colubrina*, together with *H. o. ornatus*, it seems that there is a biogeographical interaction between the Asian and New Caledonian sea snake faunas, excluding the waters between New Guinea and Australia. However, a thorough phylogenetic analysis of the sea snakes is necessary before any consideration about the historical pattern.

After this study, only one species (*H. caerulescens*) mentioned in the literature remains unconfirmed from New Caledonia and the Loyalty Islands.

Acknowledgements

The authors wish to thank P. Bourret and P. Laboute (ORSTOM, New Caledonia) for depositing their sea snakes in the MNHN collections, M. Andersen for the drawings, A. Dubois and an anonymous reviewer for their comments.

REFERENCES

Bauer A. M. & Vindum J. V. 1990. — A checklist and key to the herpetofauna of New Caledonia, with remarks on biogeography. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 47 (2): 17-45.

Bavay A. R. J. B. 1869. — Catalogue des reptiles de la Nouvelle-Calédonie et description d'espèces nouvelles. *Mémoires de la Société linnéenne de Normandie* 15 : 137.

Boulenger G. A. 1896. — *Catalogue of the snakes of the British Museum (Nat. Hist.). III Containing the Colubridae (Opistoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae and Viperidae*: 1-727. British Museum (Natural History), London.

Cogger H. G. 1975. — Sea snakes of Australia and New Guinea: 59-139, *in* Dunson W. A. (ed.), *Biology of sea snakes*. University Park Press, Baltimore.

Dunson W. A. 1975. — Sea snakes of tropical Queensland between 180 and 200 south latitude: 151-162, *in* Dunson W. A. (ed.), *Biology of sea snakes*. University Park Press, Baltimore.

Forné F. 1888. — Sur un cas de mort par morsure du serpent de mer. *Journal Officiel de la Nouvelle-Calédonie et de ses Dépendances* 1520 : 335-341 (not seen).

Gail R. & Rageau J. 1958. — Introduction à l'étude des serpents marins (Ophidiens Hydrophiidae) en Nouvelle-Calédonie. *Bulletin de la Société de Pathologie exotique* 51 (3) : 448-459.

Golay P., Smith H. M., Broadley D. G., Dixon J. R., McCarthy C., Rage J.-C., Schätti B. & Toriba M. 1993. — *Endoglyphs and other major venomous snakes of the world. A checklist*. Azemiops S.A., Herpetological Data Center, Geneva, Switzerland, 478 p.

Minton S. & Dunson W. A. 1985. — Sea snakes collected at Chesterfield Reefs, Coral Sea. *Atoll Research Bulletin* 292: 101-108.

Rasmussen A. R. 1996. — Systematics of sea snakes: a critical review: 15-30 *in* Thorpe R. S., Wüster W. & Malhotra A. (eds), *Venomous snakes: ecology, evolution and snakebite*. The Zoological Society of London, Clarendon Press, Symposium of the Zoological Society of London n° 70, Oxford [1997].

— in press. — The sea snakes of Western Central Pacific. *A FAO identification guide*.

Roux J. 1913. — Les Reptiles de la Nouvelle-

Calédonie et des îles Loyalty : 79-160, *in* Sarasin F. & Roux J. (eds), *Nova Caledonia, Zoologie*, volumes 1, L. II. C. W. Kreidels' Verlag, Wiesbaden, Germany.

Saint Girons H. 1964. — Notes sur l'écologie et la structure des populations des Laticaudinae (Serpents, Hydrophidae) en Nouvelle-Calédonie. *La Terre et la Vie* 2 : 185-214.

Smith M. 1926. — *Monograph of the sea-snakes (Hydrophiidae)*: i-xvii, 1-130, 35 figs, 2 pls. British Museum (Natural History), London.

— 1943. — *The fauna of British India, Ceylon and Burma, including the whole of the Indo-Chinese subregion. Amphibia and Reptilia. 3. Serpentes*: i-xii, 1-583, 166 figs. Taylor & Francis, London.

Wall F. 1909. — A monograph of the sea snakes. *Memoirs of the Asiatic Society of Bengal* 2 (8): 169-251.

Submitted for publication on 23 February 1996; accepted on 19 September 1996.

APPENDIX

List of the specimens examined from the Paris Natural History Museum collections. Species are arranged alphabetically within their subfamily. Within each species, specimens are arranged chronologically by their MNHN collection number. Also given are the collection localities, collectors and date of collection, and the donator.

LATICAUDINAE

Laticauda colubrina (Schneider, 1799)
31 specimens:
MNHN **3966**, New Caledonia, leg. Arnoux;
MNHN **3967**, New Caledonia, leg. Penard;
MNHN **5881**, New Caledonia, leg. Bertholoz, 1881;
MNHN **6072**, New Caledonia, leg. Castelnau, 1877;
MNHN **7701**, New Caledonia, leg. Arnoux;
MNHN **9053**, New Caledonia, Saint Vincent Bay, 50 km NW of Nouméa, leg. Bossot;
MNHN **1886.385-388**, Loyalty Islands, leg. Calliot, 1886;
MNHN **1894.247**, Loyalty Islands, Maré, leg. François, 1894;
MNHN **1935.332-333**, Loyalty Islands, Lifou, leg. Mme Pruvot;
MNHN **1963.779-780**, New Caledonia, Marmite Islet, SW of Nouméa, leg. R. Hoffstetter;
MNHN **1978.494**, New Caledonia, Great Reef, leg. Dr. Merlet, April 1963;
MNHN **1986.134**, New Caledonia, Nouméa, leg. Latoxan, 1982;
MNHN **1989.3808**, New Caledonia, leg. Arnoux (formerly part of MNHN 3966);
MNHN **1990.4545**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 27;
MNHN **1990.4546**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 57;
MNHN **1990.5080**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 58,
MNHN **1990.5081**, Loyalty Islands, Ouvéa, Wawyahob, leg. Waigna Sella, 12h05, 26.I.1974, don. P. Bourret;
MNHN **1990.5082**, New Caledonia, Voh, southwest coast of New Caledonia, leg. Gail & Rageau No. 13, May 1956, don. P. Bourret;
MNHN **1990.5083** (juvenile), New Caledonia, leg. P. Bourret No. 92;
MNHN **1990.5084**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 52;
MNHN **1990.5085**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 91;
MNHN **1990.5086**, New Caledonia, Nouméa, îlot Maître, leg. Gail & Rageau, "J. Feinicha No. 4", 23.IV.1956, don. P. Bourret;
MNHN **1990.5087**, New Caledonia, Nouméa, Anse Vata, leg. Gail & Rageau, 23.II.1959, don. P. Bourret;
MNHN **1990.5088**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 60;
MNHN **1990.5093**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 82;
MNHN **1990.5094**, New Caledonia, leg. P. Bourret.

Laticauda laticaudata (Linné, 1758)
21 specimens:
MNHN **1993.648-649** (formerly A648-A649), New Caledonia, near Nouméa;
MNHN **696**, New Caledonia, leg. Musée des Colonies, 1963;
MNHN **4203**, New Caledonia, leg. Braguy, 1874;
MNHN **4307**, New Caledonia, leg. Vignes, 1875;
MNHN **6071**, New Caledonia, leg. Réveillière, 1880;
MNHN **8343**, New Caledonia, August 1948;
MNHN **1887.276-277**, New Caledonia, leg. Marie, 1887;
MNHN **1979.3839**, New Caledonia, Saint Vincent Bay, leg. Y. Plessis, August 1961;
MNHN **1986.133**, New Caledonia, Nouméa, leg. Latoxan, 1982;
MNHN **1986.585**, New Caledonia, leg. École Normale Supérieure;
MNHN **1990.4502**, New Caledonia, Signal Islet, leg. P. Laboute, 1987, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4503**, New Caledonia, récif Croissant, leg. P. Laboute snake No. 12, 7.VIII.1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4547**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 64;
MNHN **1990.5089**, New Caledonia, Rual, Tiaré Reef, leg. P. Bourret, 18.XII.1974;
MNHN **1990.5090**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 58;
MNHN **1990.5091**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1990.5092**, New Caledonia, Nouméa, Anse Vata,

leg. P. Bourret, January 1978;
MNHN **1990.5173**, New Caledonia, Nouméa, Anse Vata, leg. Gail & Rageau No. 3, 22.IX.1955, don. P. Bourret;
MNHN **1994.735** (formerly part of MNHN 696), New Caledonia, leg. Musée des Colonies, 1963.

HYDROPHIINAE

Acalyptophis peroni (A. M. C. Duméril, 1853)
10 specimens:
MNHN **1990.4510-4512**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 7, 8.III.1990, dissected gravid female with two embryos nearly mature, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4516**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 7, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4517**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 7, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4518**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 7, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4544**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 40;
MNHN **1990.5133**, New Caledonia, Gnierma, leg. P. Bourret, 30.III 1976;
MNHN **1990.5134**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 62;
MNHN **1990.5135**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 59.

Aipysurus duboisi Bavay, 1869
16 specimens:
MNHN **1978.495**, New Caledonia, Signal Islet, leg. Magnier, 3.I.1963;
MNHN **1990.4519**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 15, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4520**, New Caledonia, north lagoon, May 1990, leg. P. Laboute snake No. 15, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4521**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 15, May 1990, dissected gravid female with a foetus, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4522**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 15, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4523**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 15, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4541**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 79;
MNHN **1990.4542**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 73;
MNHN **1990.4543**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 76;
MNHN **1990.5127**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 54;
MNHN **1990.5128**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 81;
MNHN **1990.5129**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 53;
MNHN **1990.5130**, New Caledonia, Unilö, leg. P. Bourret;
MNHN **1990.5131**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 18 or 81?;
MNHN **1990.5132**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 55;
MNHN **1990.5136**, New Caledonia, leg. Gail & Rageau, don. P. Bourret.

Aipysurus laevis Lacépède, 1804
24 specimens:
MNHN **639**, New Caledonia, Corvette *Le Rhin*, leg. Arnoux, 1844, type of *Aipysurus fuliginosus* Duméril, Bibron et Duméril, 1854;
MNHN **5065**, New Caledonia, Bay of Nouméa, leg. Cahagne, 1876;
MNHN **1990.4506**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 6, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4507**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 6, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4508**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 6, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4509**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 6, May 1990, don. P. Bourret;
MNHN **1990.4513-4515**, New Caledonia, southwestern lagoon, Ilot Tangue, leg. P. Laboute, 13.IV.1990, gravid dissected female with two nearly mature embryos;
MNHN **1990.4526**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 11;
MNHN **1990.4527**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 5;
MNHN **1990.4528**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 49;
MNHN **1990.4529**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 50;
MNHN **1990.4530**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 26;
MNHN **1990.4531**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1990.4532**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 23;
MNHN **1990.4533**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 57;
MNHN **1990.5095**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 60;
MNHN **1990.5096**, Loyalty Islands, Ouvéa, Saint Joseph, leg. Waigna Sella, 3.X.1974, 00 h 00, don. P. Bourret;
MNHN **1990.5097**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 48;
MNHN **1990.5098**, New Caledonia, juvenile, leg. P. Bourret No. 49;
MNHN **1990.5099**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 10;
MNHN **1990.5100**, New Caledonia, leg. J. Feinicha No. 7, coll. Gail & Rageau, don. P. Bourret;
MNHN **1990.5101**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 71.

Emydocephalus annulatus Krefft, 1869
22 specimens:
MNHN **1935.331**, Loyalty Islands, Lifou, leg. Mme Pruvot;
MNHN **1990.4504**, New Caledonia, récif Croissant, leg. P. Laboute snake No. 47, August 1990;
MNHN **1990.4534**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 24;
MNHN **1990.4535**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 16;
MNHN **1990.4536**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 6;
MNHN **1990.4537**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 14,
MNHN **1990.4538**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1990.4539**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 50;
MNHN **1990.4540**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 53;
MNHN **1990.5114**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 51;
MNHN **1990.5115**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 56;
MNHN **1990.5116**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 55;
MNHN **1990.5117**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 25;
MNHN **1990.5118**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 51;
MNHN **1990.5119**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 6 or 9?;
MNHN **1990.5120**, New Caledonia, Plum, leg. Y. Magnier, 13.X.1974, don. P. Bourret;
MNHN **1990.5121**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 7;
MNHN **1990.5122**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 8;
MNHN **1990.5123**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 48;
MNHN **1990.5124**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 85;
MNHN **1990.5125**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 52;
MNHN **1990.5126**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 54.

Hydrophis coggeri (Kharin, 1984)
11 specimens:
MNHN **1990.4505**, New Caledonia, north lagoon, leg. P. Laboute snake No. 3, May 1990;
MNHN **1990.4552**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 56;
MNHN **1990.4554**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 22;

MNHN **1990.4555**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1994.3127**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1994.3128**, New Caledonia, Passe Dumbea, leg. P. Bourret, February 1975, 14 h 00;
MNHN **1994.3129**, New Caledonia, Beach of Tié, Poindimié, leg. Sébastien Poagou (Tié), "old fisherman which has never seen this species before", 16.I.1974, don. P. Bourret;
MNHN **1994.3130**, coasts of New Caledonia, leg. Gail & Rageau snake No. 6, determined by these authors as *Hydrophis caerulescens*;
MNHN **1994.3131**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 65;
MNHN **1994.3132**, coasts of New Caledonia, leg. J. Feinicha, coll. Gail & Rageau No. 10 "*Hydrophis* (*Distira*) *caerulescens* Shaw";
MNHN **1994.6991**, coasts of New Caledonia, leg. Gail & Rageau, determined as "*Microcephalophis* ('*Distira* part.') *gracilis* (Shaw/Lesson, 1834)" by Gail & Rageau.

Hydrophis macdowelli (Kharin, 1984)
5 specimens:
MNHN **1990.4524**, northern New Caledonia, leg. P. Laboute snake No. 9, 8.III.1990;
MNHN **1990.4553**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1990.4556**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 19;
MNHN **1994.3126**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 59;
MNHN **1994.6990**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 41.

Hydrophis major (Shaw, 1802)
4 specimens:
MNHN **4204**, New Caledonia, leg. Braguy;
MNHN **5945**, New Caledonia, leg. Reveillière, 1880;
MNHN **1990.4557**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 61 or 19 ?;
MNHN **1990.4558**, New Caledonia, leg. P. Bourret.

Hydrophis ornatus (Gray, 1842)
28 specimens:
MNHN **1990.4525**, New Caledonia, "L'Arégnère", leg. P. Laboute, July 1990;
MNHN **1990.4559**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 39;
MNHN **1990.4560**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1990.4561**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 35;
MNHN **1994.3110**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 30;
MNHN **1994.3111**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 19 or 61?;
MNHN **1994.3112**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 13;
MNHN **1994.3113**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 28;
MNHN **1994.3114**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 43;
MNHN **1994.3115**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 86;
MNHN **1994.3116**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 88;
MNHN **1994.3117**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 29;
MNHN **1994.3118**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1994.3119**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 69;
MNHN **1994.3120**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 84;
MNHN **1994.3121**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 33;
MNHN **1994.3122**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 32;
MNHN **1994.3123**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 87;
MNHN **1994.3124**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 83;
MNHN **1994.3125**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 78;
MNHN **1994.6989**, New Caledonia, Plum Bay, leg. P. Bourret, 15.IV.1974, 12 h 00;
MNHN **1994.6992**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 75;
MNHN **1994.6993**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 72;
MNHN **1994.6994**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 37;
MNHN **1994.6995**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 38;
MNHN **1994.6996**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 89;
MNHN **1994.6997**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 17;
MNHN **1994.6998**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 31.

Hydrophis spiralis (Shaw, 1802)
1 specimen:
MNHN **1994.3133**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 42.

Pelamis platurus (Linné, 1766)
25 specimens:
MNHN **3973**, New Caledonia;
MNHN **8345**, New Caledonia, Nouméa;
MNHN **1886.389**, Loyalty Islands, leg. Cailliot, 1886;
MNHN **1935.334-337**, Loyalty Islands, Lifou, leg. Mme Pruvot;
MNHN **1978.493**, New Caledonia, Grand Récif, leg. Dr Merlet, April 1963, don. Knoepffler;
MNHN **1988.92**, New Caledonia, Nouméa, leg. Latoxan;
MNHN **1990.4548**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 44;
MNHN **1990.4549**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 46;
MNHN **1990.4550**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 47;
MNHN **1990.4551**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 68;
MNHN **1990.5102**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 45;
MNHN **1990.5103**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 67;
MNHN **1990.5104**, New Caledonia, juvenile, leg. P. Bourret.
MNHN **1990.5105**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1990.5106**, New Caledonia, Nouméa, Anse Vata, leg. Gail & Rageau No. 1, 10.IV.1956, don. P. Bourret;
MNHN **1990.5107**, New Caledonia, leg. P. Bourret;
MNHN **1990.5108**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 66;
MNHN **1990.5109**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 77;
MNHN **1990.5110**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 63;
MNHN **1990.5111**, New Caledonia, Porc Epic Islet, leg. P. Bourret, November 1979;
MNHN **1990.5112**, New Caledonia, leg. P. Bourret No. 62;
MNHN **1990.5113**, New Caledonia, leg. P. Bourret.

Les genres *Archidistoma* et *Clavelina* (Ascidiacea, Clavelinidae) dans le canal du Mozambique

Claude MONNIOT
Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, CNRS D 0699,
Muséum national d'Histoire naturelle,
55 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

MOTS CLÉS
Ascidies,
Clavelinidae,
systématique,
Madagascar,
Mozambique.

RÉSUMÉ
Sur les neuf espèces présentes dans cette zone, deux du genre *Archidistoma* et sept du genre *Clavelina*, six se rencontrent à la fois sur la côte nord-est du Mozambique et sur la côte nord-ouest de Madagascar. Une seule espèce de *Clavelina* était connue dans cette zone. Trois espèces sont nouvelles, les autres ont été décrites d'Australie, de Nouvelle-Calédonie et du Pacifique occidental.

KEY WORDS
Ascidians,
Clavelinidae,
systematics,
Madagascar,
Mozambique.

ABSTRACT
Among nine Clavelinidae species collected in the Mozambique Channel, two belong to the genus *Archidistoma* and seven to the genus *Clavelina*. Six of them are common to north-eastern Mozambique and north-western Madagascar. Only one *Clavelina* was recorded in this area. Two *Clavelina* and one *Archidistoma* are new species. The others have been described from the western Pacific, Australia and New Caledonia.

INTRODUCTION

Les ascidies de la côte orientale de l'Afrique n'ont fait l'objet que d'un nombre très restreint de publications déjà anciennes (fin du XIX[e] et premier quart du XX[e] siècle). Presque toutes les espèces citées de cette région ont été récoltées soit dans la zone des marées, soit à partir de navires à des profondeurs supérieures à 20 ou 30 m (Hartmeyer 1913 ; Michaelsen 1919, 1920). Or, la diversité des ascidies en zone tropicale est maximale entre 3 et 30 m, profondeur accessible en plongée seulement. Le matériel étudié dans ce travail provient de deux régions situées de part et d'autre du canal du Mozambique : Madagascar et Mozambique de 0 à 40 m.

À Madagascar, les récoltes ont été effectuées au nord-ouest de l'île dans la région de Nosy-Be (13°24'S - 48°17'E) par Pierre Laboute (ORSTOM).

Au Mozambique, j'ai participé à la mission « Auracea 1995 », organisée par l'association Ardoukoba et Daniel Jouvence avec le soutien du Ministère de la Coopération et de Marins sans Frontières. Cette campagne de plongée s'est déroulée en novembre 1996 au nord-est du Mozambique, à partir de l'île d'Ibo, archipel de Quirimba (12°21'S - 40°40'E).

Je tiens à remercier particulièrement Alain Couté, responsable de la mission « Auracea 1996 », Claude Rives et Pierre Laboute qui m'ont permis d'utiliser leurs photographies, ainsi que tous les participants à la mission.

Les espèces des genres *Archidistoma* et *Clavelina* sont parmi les plus spectaculaires des ascidies. Elles se présentent le plus souvent sous la forme de bouquets brillamment colorés, formés de zoïdes à thorax élargis montés sur des pédoncules isolés ou en grappes. Les genres *Archidistoma* et *Clavelina* présentent le même aspect, de grandes analogies structurales et se rencontrent souvent ensemble dans les mêmes milieux.

Récemment Kott (1990) a remanié profondément le genre *Clavelina* en répartissant les espèces en deux genres, *Pycnoclavella* et *Clavelina*, eux-mêmes placés dans deux familles distinctes : les Pycnoclavellidae pour le genre *Pycnoclavella* et ses synonymes *Archidistoma* et *Archiascidia* ; les Clavelinidae pour le reste du genre *Clavelina*. La division en deux familles se fonde principalement sur la structure des papilles adhésives des larves. Dans un travail précédent (F. Monniot & C. Monniot 1996), nous estimons cette division injustifiée. Nous conservons donc ici les genres *Archidistoma*, caractérisé par trois rangées de stigmates et *Clavelina*, qui en comporte au moins quatre.

Neuf espèces sont présentes dans cette zone dont trois sont nouvelles pour la science. Seule, une espèce de *Clavelina* et une d'*Archidistoma* avaient été signalées dans cette zone géographique.

Genre *Archidistoma* Garstang, 1891

Les caractères qui permettent de distinguer les espèces d'*Archidistoma* sont peu nombreux. Le thorax a toujours une forme globuleuse avec le premier et le dernier rang de stigmates rebroussés vers l'avant et vers l'arrière au niveau du raphé. La musculature, souvent décrite en détail sur des échantillons contractés, nous semble toujours du même type. Le thorax étant sphérique avec le siphon buccal en position polaire, la musculature se dispose selon les méridiens. Autour des siphons buccaux et cloacaux, il y a quelques fibres circulaires. Les fibres longitudinales ne s'organisent en rubans qu'à une certaine distance de la marge des siphons. Le nombre de rubans musculaires n'est pas fixe et peut varier du simple au double dans une même colonie, certains se divisant ou échangeant des fibres. Sur des spécimens parfaitement étalés, nous n'avons pas vu de fibres croisant l'axe entre les siphons. Les rubans latéro-dorsaux sont formés d'un mélange de fibres longitudinales provenant des deux siphons ; ce n'est que dans la partie tout à fait dorsale, postérieurement au siphon cloacal, que les rubans méridiens proviennent exclusivement des fibres du siphon cloacal. Si la contraction, presque toujours présente chez les exemplaires examinés, est limitée à la région thoracique, la sphère est aplatie, les siphons rapprochés et des rubans musculaires semblent provenir de la région dorsale. Si la contraction est plus brutale, le thorax, en pénétrant dans le pédoncule, prend un aspect cylindrique, les muscles situés ventralement paraissent croiser l'endostyle.

L'estomac et les gonades sont toujours situés à la base de l'abdomen. L'incubation des larves s'effectue dans l'oviducte, à un niveau variable selon les espèces, ou même dans la cavité branchiale (*A. aggregatum*). La taille des larves dépend beaucoup de leur stade de maturité. Enfin, la coloration des *Archidistoma* est très variable. Le nombre de stigmates par rang semble l'un des caractères les plus discriminants.

Archidistoma diminutum (Kott, 1957) *sensu lato*

Synonymie et répartition : Cf. *Pycnoclavella diminuta* – Kott 1990 : 73, fig. 24, pl. 6 a-f.

Description

Au Mozambique, cette espèce a été trouvée à la fois sur les coraux morts du récif externe, sur la falaise au sud de l'île de Matemo et sur des roches situées dans les chenaux entre les herbiers. C'est une petite espèce, d'environ 1 cm, avec un thorax élargi, de 3 ou 4 mm de diamètre, coloré en rouge vermillon, jaune soufre ou bleu translucide. Elle a également été récoltée à Madagascar dans la région de Nosy-Be.

De nombreux exemplaires de petits *Archidistoma* ont été décrits d'Australie, de Nouvelle-Calédonie, des Philippines et des îles Palau. Kott (1990) les rassemble tous sous le nom de *Pycnoclavella diminuta* (Kott, 1957) en considérant que l'espèce présente une très grande variabilité de coloration (six types de coloration sont figurés pl. 6 a-f) ainsi que dans le nombre et la disposition des muscles thoraciques. F. Monniot (1988) a décrit deux espèces d'*Archidistoma* de Nouvelle-Calédonie qui diffèrent essentiellement par le nombre, la taille et la position des larves dans l'oviducte. L'une des espèces, *A. rubripunctum*, a un type de coloration différent des exemplaires australiens figurés dans Monniot *et al.* (1991 : 55, 159), mais les caractères morphologiques correspondent parfaitement à la description de Kott (1990) et cette espèce est un synonyme de *A. diminutum* avec un petit nombre de larves, de une à trois, de très grande taille (2,5 mm), incubées dans la partie postérieure de l'oviducte. L'autre espèce, *A. richeri*, possède un plus grand nombre de larves, jusqu'à sept, de petite taille (moins de 1 mm) et incubées dans la partie moyenne de l'abdomen. *A. richeri* présente une coloration violacée translucide (Monniot *et al.* 1991 : 157) qui ressemble aux colorations figurées par Kott (1990 : pl. 6, figs b, e). Tous les autres caractères, concernant la branchie, le tube digestif et les gonades ne présentent pas de différences significatives dans l'ensemble des descriptions.

Les exemplaires du Mozambique présentent plusieurs colorations dont l'une correspond exactement à celle de *A. richeri*. Mais au Mozambique, les exemplaires montrent une variabilité importante du nombre et de la position des larves. Les zoïdes possèdent de deux à une dizaine de larves incubées dans la partie postérieure de l'abdomen, et ceci sans relation avec le type de coloration. Au contraire, les larves sont toujours de petite taille, la plus développée ne dépassant pas le millimètre. Les exemplaires du Mozambique sont morphologiquement intermédiaires entre *A. diminutum* et *A. richeri*. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous suivrons l'opinion de Kott qui considère que les trois espèces sont synonymes. L'autre espèce de *Pycnoclavella* décrite par Kott (1990), *P. tabella*, possède trois rangs de stigmates et un testicule bilobé.

Les colonies de Nosy-Be sont dépourvues de larves.

Archidistoma dublum n.sp. (Figs 1, 4A, B)

Matériel examiné. — **Mozambique.** Falaise au sud de l'île de Matemo, 20 m. Syntypes : MNHN A3 Arc.A 14.

Description

Cette espèce, de très grande taille pour le genre, possède un thorax sphérique de plus d'un centimètre de diamètre sur un pédoncule de 2 à 4 cm de long. Le siphon buccal circulaire est en position apicale alors que le siphon cloacal, légèrement décalé sur le côté, a parfois une ouverture transversale. La coloration est verdâtre avec des amas de pigment blanc opaque sur le thorax. Il y a une tache transversale blanche entre les siphons et une bande blanche correspondant à l'endostyle (Fig. 4A). La tunique du thorax est fine et trans-

parente, celle de l'abdomen est dure, un peu opaque et possède des amas de pigment. Elle peut être couverte d'épibiontes. Après la fixation, l'ensemble du corps prend une coloration brune, particulièrement sur l'abdomen qui devient totalement opaque.

La musculature est formée d'une vingtaine de rubans longitudinaux sur le thorax (Fig. 1B, C) qui se réunissent en deux rubans forts et se terminent en bas de l'abdomen par deux petits massifs d'ancrage dans la tunique. Il y a seize tentacules de trois ordres, tous implantés en arrière d'un bourrelet circulaire, les plus grands étant les plus postérieurs. Les tentacules sont longs et coniques. Le bourrelet péricoronal est formé de deux lames, la plus postérieure plus épaisse. Il forme un cercle parfait. Le ganglion nerveux est superficiel et la glande neurale interne est petite et sphérique. Le tubercule vibratile est formé d'une urne creusée dans le bourrelet péricoronal et s'ouvrant vers l'avant par un orifice rond.

La branchie a trois rangées de stigmates (Fig. 1A, C). Les deux rangs antérieurs se rebroussent dorsalement et remontent le long du raphé. Le rang postérieur se courbe vers l'arrière de chaque côté de l'entrée de l'œsophage. Les trois rangs sont séparés par deux sinus transverses élevés et sur-

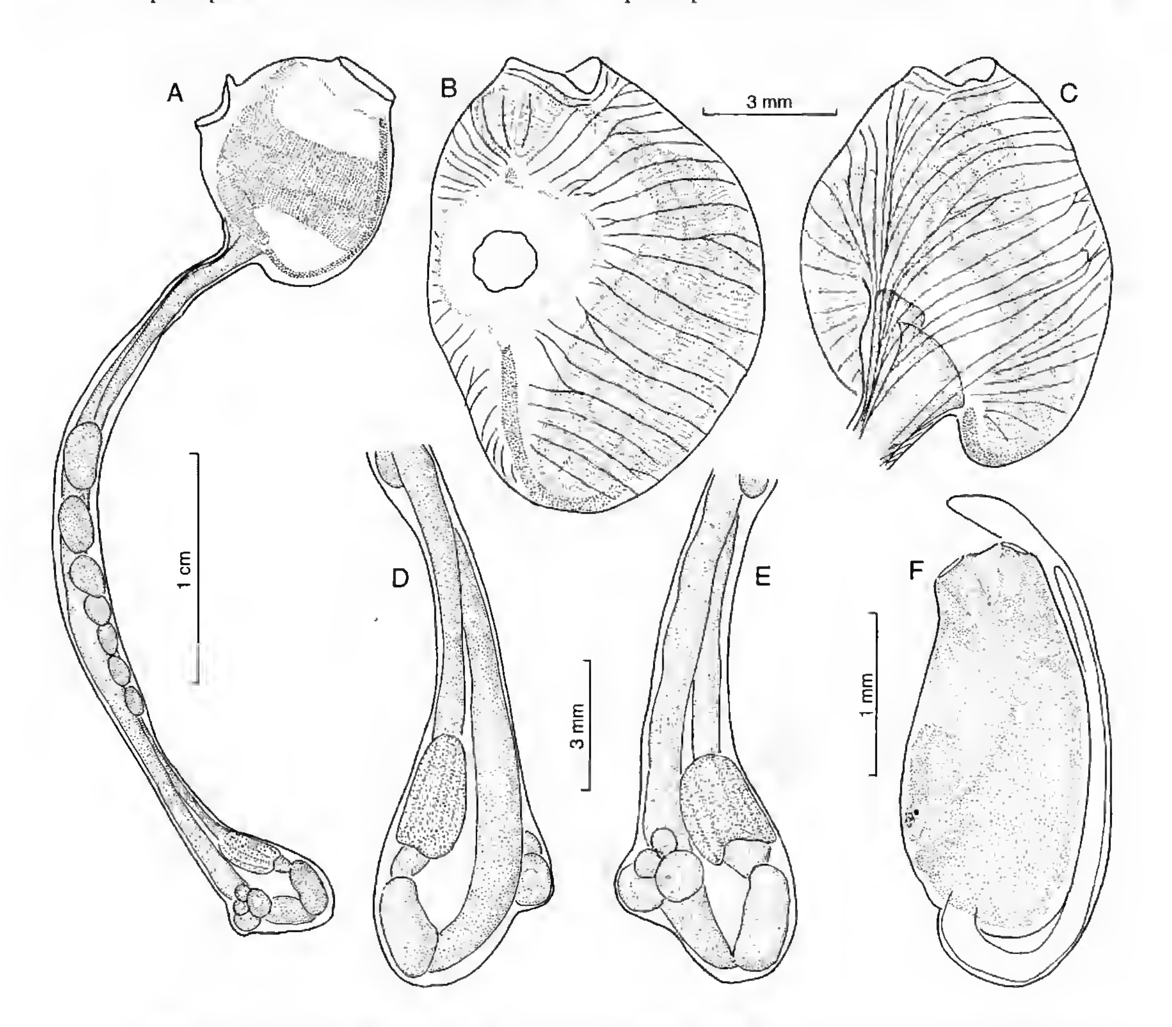


Fig. 1. — *Archidistoma dublum* n.sp. : **A**, zoïde ; **B**, **C**, thorax vu des faces dorsale et ventrale ; **D**, **E**, faces droite et gauche de l'extrémité de l'abdomen ; **F**, larve.

montés d'un bourrelet arrondi. Le raphé est formé de cinq languettes, dont deux bien développées, correspondant aux sinus transverses, une petite antérieure et deux postérieures. Les stigmates sont longs et nombreux. On en compte sur le premier rang une centaine en position longitudinale et une trentaine en position transverse le long du raphé.

La partie postérieure de l'abdomen est emballée dans un tissu opaque rendant difficile l'observation de l'estomac et des gonades. L'estomac, situé dans la partie tout à fait postérieure du corps, est un peu élargi, aplati sur l'intestin avec des sillons longitudinaux (Fig. 1D, E). Sur coupe, sa paroi forme des ondulations qui peuvent être dues à la contraction. L'intestin est marqué par une constriction tout à fait postérieure. L'anus simple s'ouvre au fond de la cavité cloacale. Seuls quelques exemplaires avaient un ovaire développé avec quelques œufs saillants formant hernie. Les larves, jusqu'à sept, sont incubées dans la partie moyenne de l'oviducte.

Les larves, même si leur branchie n'est pas totalement développée (Fig. 1F), sont allongées et mesurent jusqu'à 2,5 mm de long. Elles possèdent deux papilles de fixation en forme de tube, un ocelle et un otolithe. L'otolithe paraît petit, compte-tenu de la taille de la larve, mais son diamètre de 0,03 mm est comparable à celui d'autres espèces de la famille.

Une colonie de cette espèce, trouvée par Pierre Laboute sur la pente est de l'île Juan de Nova (îles Eparses 17°02'S - 43°42'E) par 26 m de profondeur, est immature. Elle possède des zoïdes contractés de 2,5 cm de long. La pigmentation est très foncée, presque noire (Fig. 4B). Le thorax est un peu translucide. Il n'y a pas de tache blanche entre les siphons et l'endostyle est souligné par une ligne noire. Les autres caractères de la branchie et de l'abdomen correspondent à ceux des exemplaires d'Ibo.

REMARQUES

Les caractères qui séparent *A. dublum* de *A. diminutum* sont essentiellement liés à la taille des zoïdes qui est pratiquement double chez *A. dublum*, d'où le nom de l'espèce : 5 cm de longueur totale au lieu de 2, thorax de 1 cm de diamètre au lieu de 0,5. Le nombre de stigmates par rang est nettement supérieur à une centaine au lieu de quarante à soixante, avec trente stigmates dans la partie dorsale rebroussée du premier rang au lieu de vingt. Chez *A. dublum*, le deuxième rang de stigmates est aussi recourbé vers l'avant. Les larves sont grandes (jusqu'à 2,5 mm de long) et incubées dans la partie moyenne de l'abdomen.

Vasseur (1969) décrit une autre espèce d'*Archidistoma* du port de Tuléar : l'espèce européenne *A. aggregatum* Garstang, 1881. D'après la description, il ne peut s'agir de l'une des espèces décrites de l'hémisphère Sud. « Les zoïdes soit sont presque entièrement libres soit unis entre eux par leur tunique en petits bouquets de plusieurs individus. » Il n'y a pas d'élargissement du thorax et le nombre de stigmates par rang est faible (dix par demi-rang). Les deux siphons s'ouvrent au même niveau avec un siphon cloacal en tube. L'anus est situé entre le premier et le deuxième rang de stigmates et les larves sont incubées dans le thorax. Comme le fait remarquer Vasseur, les zoïdes ressemblent à ceux du genre *Eudistoma*.

Genre *Clavelina* Savigny, 1816
Clavelina arafurensis Tokioka, 1952
(Fig. 2)

Clavelina (*Synclavella*) *arafurensis* Tokioka, 1952 : 97, fig. 5 (Papouasie Nouvelle-Guinée, Melville Bay) ; 1967 : 106, fig. 30 (îles Palau). – Nishikawa 1984 : 116 (île de Chuuk, Truk).

Clavelina arafurensis Kott 1990 : 38, fig. 7, pl. 1e, f (West Australia, Philippines) – F. Monniot & C. Monniot 1996 : XXX, fig. 30B (îles Palau).

DESCRIPTION

Cette espèce a été trouvée sur le récif externe et sur la falaise située au sud de l'île de Matemo, de 10 à 20 m de profondeur. Vivante, elle a un aspect caractéristique avec quatre à dix zoïdes dont les thorax émergent d'un pédoncule contenant les abdomens. La coloration est variable avec, en général, une tache jaune de part et d'autre du ganglion nerveux. Les abdomens des zoïdes sont disposés parallèlement dans des

cylindres de tunique plus dure. Par contraction, les thorax se rétractent complètement dans la partie dure de la tunique, et les colonies prennent l'aspect caractéristique figuré par Tokioka (1967, fig. 30).

La musculature (Fig. 2B) est formée d'une majorité de rubans d'origine dorsale qui se rassemblent de chaque côté de l'endostyle pour former deux muscles abdominaux faibles, dont le trajet sur l'abdomen est difficile à suivre. L'aspect de la musculature est intermédiaire entre ceux des figures de Tokioka (1967) et de Kott (1990).

Il y a seize tentacules de trois ordres en trois cercles concentriques. Ils sont reliés par une crête mince qui décrit des ondulations prononcées au niveau des plus grands. Le bourrelet péricoronal est formé d'une seule lame élevée. Il n'y a pas d'indentation dorsale. Le tubercule vibratile, en urne, s'ouvre par un pore rond dirigé vers l'avant. On compte entre dix et seize rangées complètes de stigmates. Antérieurement, le premier rang se divise en deux près de l'endostyle et du raphé ; une rangée supplémentaire de stigmates dorsaux presque transverses remonte jusqu'au contact du ganglion nerveux. Du fait de cette disposition, le bourrelet péricoronal est circulaire, dorsalement et ventralement proche de la branchie et éloigné de celle-ci de la hauteur de deux rangs de stigmates sur les faces latérales. Le raphé est formé de grandes papilles triangulaires. Il y a une trentaine de stigmates par demi-rang. Dans toute la branchie, et surtout près du raphé et de l'endostyle, de petits stigmates supplémentaires apparaissent.

L'abdomen est long (trois à quatre fois la longueur du thorax) ; l'estomac est situé à deux fois sa hauteur de la base de la boucle intestinale (Fig. 2A). Il présente quatre plis nets. Il y a un post-estomac gonflé situé dans la branche descendante du tube digestif puis, au fond de la boucle, un rétrécissement marqué (Fig. 2C). L'anus bilobé s'ouvre au fond de la cavité cloacale à une rangée de stigmates en avant de l'entrée de l'œsophage. L'ovaire est situé sur la face droite de

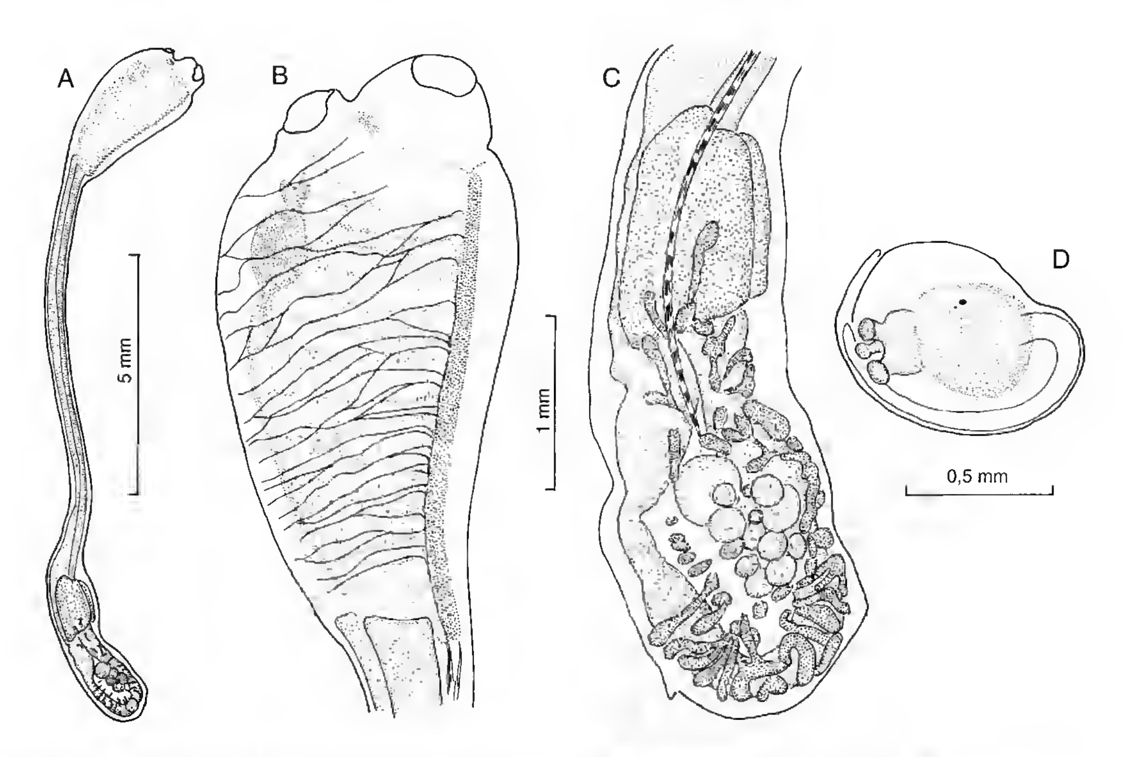


FIG. 2. — *Clavelina arafurensis* Tokioka, 1952 : **A**, zoïde ; **B**, thorax avec larve en cours de métamorphose ; **C**, partie postérieure de l'abdomen ; **D**, larve.

la boucle intestinale. Il contient de nombreux œufs. Les testicules s'étalent sur la boucle jusque sur l'estomac. Les acini sont allongés et, dans la partie postérieure, se disposent perpendiculairement à l'intestin.

Les larves (une ou deux) sont incubées dans la partie supérieure de la cavité cloacale. Elles sont petites (0,75 mm), et portent trois papilles en triangle sur un bouton saillant. Il y a un ocelle net et un très petit otolithe (Fig. 2D). La branchie n'est pas développée au moment de la métamorphose qui peut d'ailleurs débuter dans le zoïde mère.

Clavelina auracea n.sp.
(Figs 3, 4C, D)

Matériel examiné. — Syntypes : MNHN A3 Cla 96.

Description

Cette espèce a été trouvée sur la pente externe du récif entre 10 et 20 m de profondeur et sur le tombant au sud de l'île de Matemo. Elle vit sous les surplombs et sur les faces verticales des blocs, parfois sur les surfaces directement exposées à la

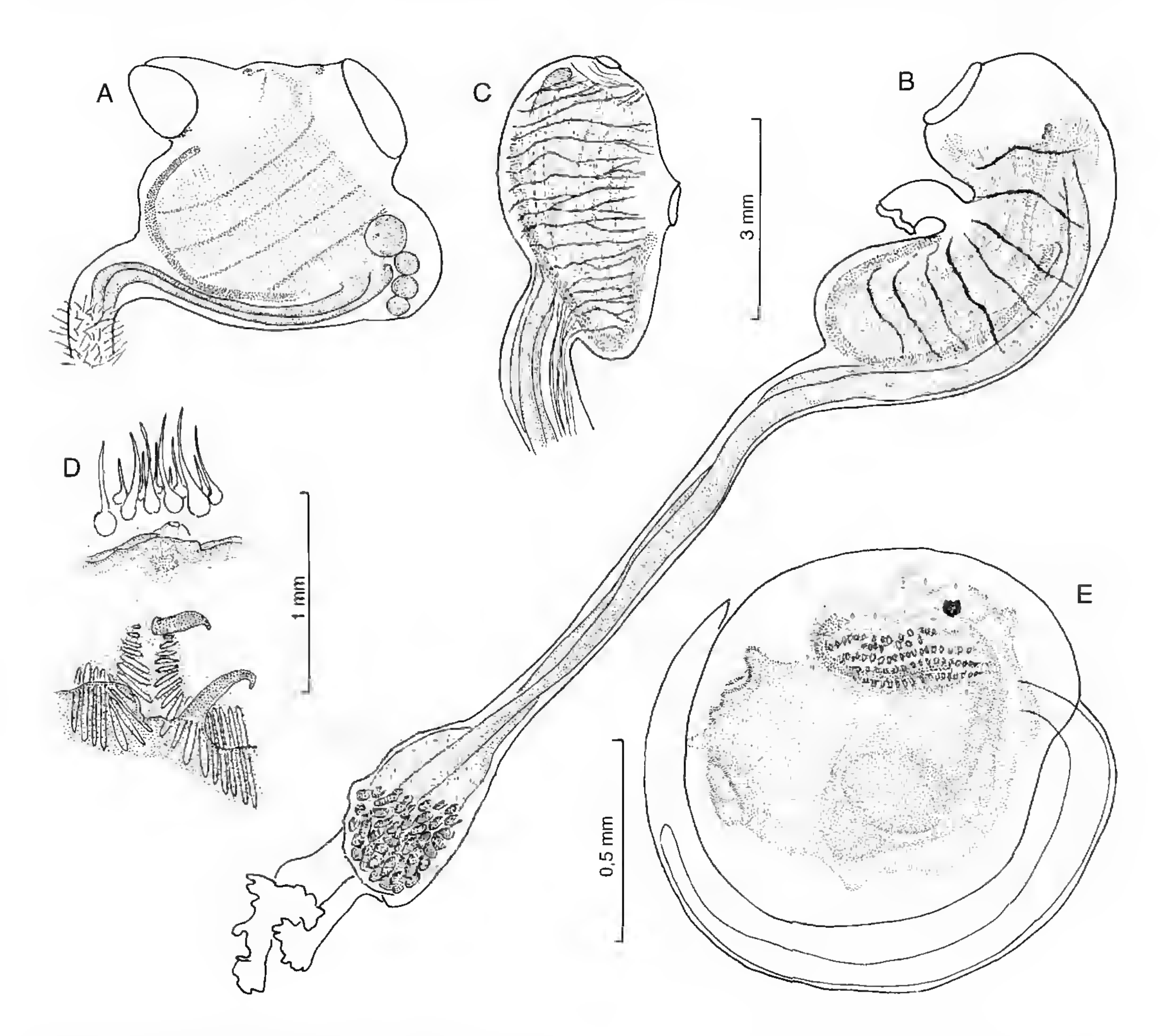


Fig. 3. — *Clavelina auracea* n.sp. : **A**, thorax en extension (d'après une photographie sous-marine) ; **B**, exemplaire entier ; **C**, thorax d'un autre individu ; **D**, région neurale ; **E**, larve.

lumière. C'est une espèce solitaire qui, comme *C. meridionalis*, peut se présenter sous forme d'individus rapprochés mais sans connection entre les spécimens.
Les individus mesurent de 2 à 5 cm de longueur totale (Fig. 4C). Ils sont formés d'un thorax sphérique, d'un peu moins de 1 cm de diamètre, et d'un pédoncule de longueur variable (1 à 4 cm). À la base, le pédoncule s'élargit en ampoule de fixation sans formation de rhizoïdes. Le siphon cloacal est situé à l'opposé du point d'insertion du pédoncule. Le siphon buccal est situé près du pédoncule. Il est dissymétrique (Fig. 4D) et forme un tube tronqué plus long dorsalement que ventralement, ce qui met le plan d'ouverture perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur de la branchie. Chez les individus que nous avons observés *in situ*, le pédoncule se courbe à angle droit de manière à ce que le plan d'ouverture du siphon buccal soit parallèle à l'axe du pédoncule, les individus semblant faire face au courant.
La paroi du thorax est totalement transparente et incolore, à tel point que l'on peut distinguer les stigmates sur une photographie (Fig. 3A). Le thorax est marqué par quatre cercles de pigment orange qui soulignent les quatre sinus transverses et un demi-cercle correspondant à l'endostyle. L'œsophage et la boucle intestinale (à l'exception du rectum) sont aussi colorés en orange. Il y a trois taches de pigment sur le ganglion nerveux et à la base de chaque siphon. Les œufs sont incubés dans un renflement de la cavité cloacale situé en arrière du siphon cloacal. Les œufs sont rouges, les larves au fur et à mesure de leur maturation deviennent jaune orangé. Chez un spécimen photographié (Fig. 4D), les œufs étaient enrobés dans une masse blanc rosâtre. Il est probable que cette masse soit formée de spermatozoïdes. Si c'est le cas, il ne pourrait s'agir que de spermatozoïdes provenant du même individu que les œufs. Il y a également trois taches de pigment sur le ganglion nerveux et à la base de chaque siphon. La tunique du pédoncule est opaque, assez rigide et souvent totalement recouverte d'épibiontes. La base du pédoncule peut porter des épibiontes rigides (bryozoaires, algues calcaires encroûtantes) alors que la partie distale est le plus souvent recouverte d'algues filamenteuses. La longueur du pédoncule est variable. Il n'a pas été possible de mettre en évidence, chez les plus grands spécimens, des anneaux de tunique plus ancienne correspondant aux régénérations successives du thorax. Il est probable que les plus longs spécimens aient subi plus de régénérations que les exemplaires à pédoncules courts.
La musculature est constituée de fibres circulaires autour des siphons. Pour le siphon buccal, la musculature ne dépasse pas le bourrelet péricoronal. La musculature longitudinale, formée d'un nombre très variable de rubans (Fig. 3B, C), se prolonge jusqu'à l'extrémité postérieure du corps sans former de massif d'ancrage. Il y a une quarantaine de tentacules de quatre ordres disposés en cercles concentriques. Les tentacules sont serrés, longs et fins et s'insèrent sur des ampoules saillantes. Le bourrelet péricoronal est formé de deux crêtes charnues élevées, il forme un cercle sans indentation dorsale. Le tubercule vibratile (Fig. 3D) est un simple trou s'ouvrant au sommet d'un mamelon creusé d'une urne profonde.
La branchie a cinq rangs de stigmates, le premier et le dernier se recourbant dorsalement. Les stigmates sont nombreux ; au premier rang, on en compte au moins 120 plus une dizaine dans la partie recourbée. Le raphé est formé de cinq languettes : une petite située au sommet du rebroussement du premier rang de stigmates et quatre grandes correspondant aux sinus transverses. Il n'y a pas de languette au niveau du rebroussement du dernier rang de stigmates. L'endostyle est très long et recourbé car il existe un grand espace imperforé en avant et en arrière de la branchie.
L'entrée de l'œsophage est située près du siphon cloacal et le rectum s'ouvre entre le quatrième et le cinquième rang de stigmates (Fig. 3B). Ainsi, l'œsophage et le rectum suivent l'endostyle presque sur la moitié de sa longueur avant de s'enfoncer dans le pédoncule. L'estomac est situé dans l'ampoule terminale du pédoncule, il est entièrement enfoui par les testicules et de nombreuses cellules pigmentaires. Sur coupe, il semble être quadrangulaire. Les œufs sont peu nombreux. Sous la boucle intestinale, on trouve une masse spongieuse irrégulière ne formant pas de stolons.
Les larves sont incubées dans la cavité cloacale (Fig. 3A, E). Les plus âgées mesurent 1 mm de



FIG. 4. — **A**-**B** : *Archidistoma dublum* n.sp, **A**, colonie-type du Mozambique (cliché C. Monniot) ; **B**, colonie de Juan de Fuca (cliché P. Laboute). **C**-**D** : *Clavelina auracea* n.sp, **C**, deux spécimens (cliché C. Rives-Ardoukoba) ; **D** spécimen incubateur (cliché A. Couté). **E** : *Clavelina breve* n.sp. (cliché P. Laboute). **F** : *Clavelina fecunda* (Sluiter, 1904) (cliché P. Laboute).

diamètre. Les deux papilles adhésives se présentent comme de vastes dépressions irrégulières ne contenant pas un massif cellulaire central. Entre les deux papilles adhésives se trouve une petite papille qui atteint la paroi externe de la larve. Ces papilles adhésives ne possèdent pas de tube invaginé comme c'est le cas pour certaines espèces d'*Archidistoma* et de *Clavelina* que Kott (1990) rassemble dans le genre *Pycnoclavella*. Elles correspondent à une structure intermédiaire entre les « *tubular invaginated papillae* » et les « *scyphate papillae with an axial vesicle* » de Cloney (1979). La larve présente cinq rangées de stigmates ; la deuxième rangée, moins développée que les autres, semble formée par la migration d'un certain nombre de perforations apparues au sein de la première rangée vers l'espace plus développé entre les rangées un et trois.

Remarques

Cette espèce ressemble beaucoup à *Clavelina detorta* (Sluiter 1904). Ces espèces ont en commun la forme du thorax et le déplacement du pédoncule vers le siphon buccal. Elles diffèrent par le nombre de rangs de stigmates (six, déjà présentes chez la larve) et la structure des trois ventouses de type « *tubular invaginated papillae* » chez *C. detorta*. Cette dernière est une espèce coloniale alors que *C. auracea* a toujours été trouvée sous forme d'individus isolés. Le nom de l'espèce fait référence à la fois à la couleur et au nom de la campagne au cours de laquelle l'espèce a été récoltée.

Clavelina breve n.sp.
(Figs 4E, 5)

Matériel examiné. — Cette espèce a été récoltée à plusieurs reprises à Madagascar, dans le lagon et sur le banc de Sakatia. Syntypes : MHNN A3 Cla 73.

Description

Chez cette espèce, les différents zoïdes, séparés dès leur base, sont reliés entre eux par un réseau de tubes épais contenant des vésicules irrégulières et des bourgeons allongés qui commencent à sécréter leur tunique. Le pédoncule qui contient l'abdomen est plus court que le thorax (ce qui justifie le nom de l'espèce). Vivants, les zoïdes sont translucides, colorés en vert ou en bleu (Fig. 4E). Une partie de la couleur bleue de la colonie provient vraisemblablement de la décomposition de la lumière. Chaque zoïde possède trois points bleu-mauve très foncés, persistant dans le fixateur, situés de part et d'autre du siphon buccal et de l'espace intersiphonal. Lorsqu'une pigmentation du manteau apparaît, la zone du ganglion nerveux reste claire (Fig. 4E). L'endostyle et le bourrelet péricoronal sont soulignés par une ligne de pigment clair.

La musculature est surtout composée de fibres obliques (Fig. 5A, C, D), la plupart prenant naissance près de l'endostyle. Les fibres se réunissent en un nombre variable de rubans musculaires qui peuvent se diviser ou s'anastomoser. Ils ne se prolongent pas par un ruban musculaire visible sur l'abdomen.

Les tentacules, peu nombreux (douze), sont disposés en trois ordres sur une crête charnue qui forme des ondulations chez les exemplaires contractés. Les plus grands tentacules sont disposés un peu en retrait. Le bourrelet péricoronal est formé de deux bourrelets charnus proches l'un de l'autre. Le tubercule vibratile est une fente verticale. Le raphé a des languettes fines et pointues.

La branchie a de quatorze à seize rangées complètes de stigmates, la première et la dernière montrant des signes de dédoublement à partir de la face dorsale. Les stigmates sont nombreux, réguliers.

L'abdomen est plus court que le thorax, même quand celui-ci est contracté (Fig. 5A, C). L'estomac globuleux, montrant un sillon ventral net, est situé dans la partie antérieure de l'abdomen. Il n'y a pas de post-estomac net, l'intestin toujours distendu s'ouvre par un anus bilobé à deux rangées de stigmates en avant de l'entrée de l'œsophage.

L'ovaire est saillant, situé sous l'estomac, les lobes testiculaires sont allongés et couvrent l'intestin. L'oviducte se termine au niveau de l'anus et les larves sont incubées partiellement dans l'oviducte dilaté puis dans la cavité cloacale. Les larves possèdent deux organes sensoriels et trois papilles adhésives disposées en triangle. D'abord sphériques (550 µm de diamètre), elles prennent une forme allongée dans la cavité cloacale (au moins 750 µm).

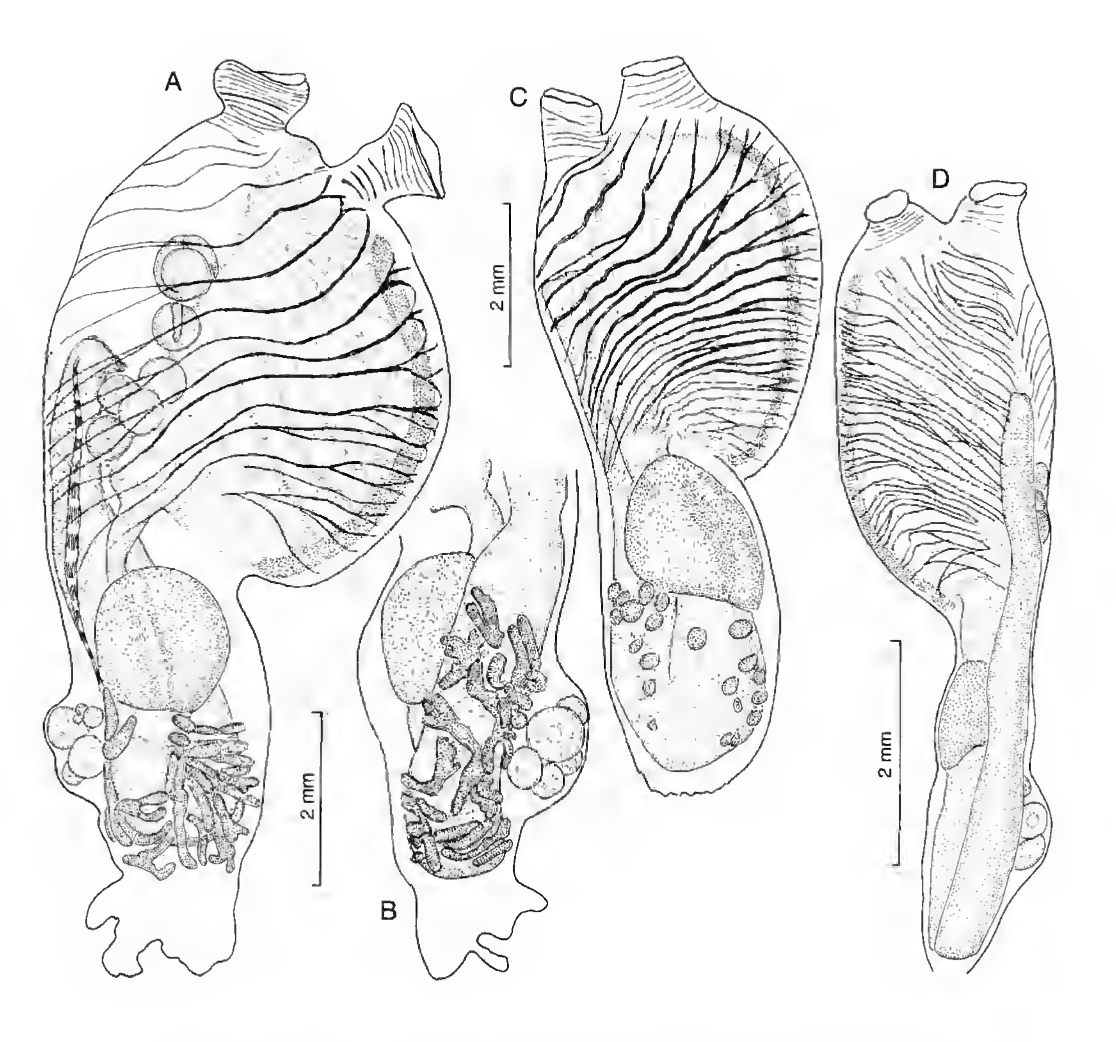


FIG. 5. — *Clavelina breve* n.sp. : **A**, zoïde ; **B**, autre face de l'abdomen ; **C**, **D**, zoïdes de deux autres colonies.

REMARQUES

Cette espèce est caractérisée par sa musculature et par un tube digestif court sans aucune dilatation. Aucune espèce ne présente tous ces caractères à la fois. *C. nigra* Kott, 1990 possède un abdomen long et un post-estomac marqué, *C. moluccensis* (Sluiter, 1904) semble assez proche de *C. breve* mais les zoïdes sont disposés par groupes et il existe un pré-estomac très marqué ; enfin, *C. cylindrica* (Quoy *et* Gaimard, 1834) forme des colonies sur un axe, avec un étranglement net entre l'axe et les zoïdes.

Clavelina flava F. Monniot, 1988

Clavelina flava F. Monniot, 1988 : 203, fig. 3B-H (Nouvelle-Calédonie). – Monniot *et al.* 1991 : photographies p. 41, 160.

REMARQUES

Cette espèce a été trouvée à plusieurs reprises dans la région d'Ibo sur le récif externe, par 10 à 15 m de profondeur, ainsi qu'à Madagascar. Son aspect de petites boules pédonculées sur une base commune est très caractéristique. Cette espèce se rapproche beaucoup de *C. arafurensis* mais s'en

distingue par de nombreux détails. La colonie de *C. flava* n'est pas aussi régulière que celle de *C. arafurensis*, les zoïdes ne sont pas bien alignés mais sortent sans ordre de la partie commune de la tunique. La musculature est du même type chez les deux espèces, mais celle de *C. flava* se prolonge nettement jusqu'au bas de l'abdomen. *C. flava* possède un siphon buccal asymétrique, dix à douze rangs de stigmates, au lieu de dix à seize chez *C. arafurensis*, un estomac situé tout à fait au fond de la boucle intestinale, une gonade avec peu d'ovocytes. L'espèce incube ses larves dans l'oviducte à la base de la cavité cloacale.

Clavelina fecunda (Sluiter, 1904)
(Figs 4F, 6)

Podoclavella fecunda Sluiter, 1904 : 7, pl. 3, figs 23, 24 (Indonésie).

Clavelina fecunda – Tokioka 1967 : 101, fig. 34 (îles Palau). – F. Monniot 1988 : 203 (Nouvelle-Calédonie). – Kott 1990 : 47, fig. 12 (nord de l'Australie, de Rottnest Island (W.A.) à Heron Island (Q.), Philippines).

? *Clavelina* sp. F. Monniot & C. Monniot, 1996 : 212, fig. 37D-E, pl. 6F (îles Palau).

DISTRIBUTION. — **Mozambique.** Ibo : falaise au sud de l'île de Matemo à partir de 15 m de profondeur.
Madagascar. Nosy-Be : banc de Sakatia 20 m.

DESCRIPTION
Les zoïdes sont isolés dès la base et reliés entre eux par de gros cordons de tunique envahis par des prolongements sanguins. La plupart des zoïdes mesurent entre 1,5 et 2 cm de long. Certains spécimens recouverts par des colonies de Didemnidae peuvent atteindre jusqu'à 4 cm. Les Didemnidae recouvrent toute la surface de la tunique à l'exception des siphons. Cet allongement exceptionnel est peut être dû à une croissance rapide de *Clavelina* en réaction à la croissance de la colonie de Didemnidae. Dans ces zoïdes, c'est surtout le pédoncule œsophago-rectal qui s'allonge (Fig. 6A, C).
À l'état vivant, l'espèce est d'un beau bleu avec une collerette jaune vif entourant le siphon buccal, sauf au-dessus du ganglion nerveux. Chez les exemplaires de Madagascar, les deux siphons présentent un liseré jaune autour des deux siphons et une tache jaune sur le ganglion nerveux (Fig. 4F). Le pigment est situé dans le manteau. Après la fixation, le pigment jaune disparaît et le bleu s'estompe sans former d'amas. La tunique est fine et transparente sur le thorax, plus dure sur l'abdomen. Il n'y a pas d'épibiontes sur les zoïdes, à l'exception des grandes colonies de Didemnidae. Le réseau de cordons de tunique est recouvert par des épibiontes divers.
La musculature (Fig. 6A) est, sur le thorax, formée essentiellement par de fins rubans longitudinaux plus ou moins anastomosés par des échanges de fibres. Dans la région des siphons, les rubans disparaissent, laissant place à un réseau de fibres allant vers les deux siphons et la partie antérieure de la région ventrale. Les muscles se prolongent sur tout l'abdomen et les faisceaux droit et gauche se réunissent sur la face ventrale gauche en un massif d'ancrage dans la tunique. Chez les exemplaires de Madagascar (Fig. 6G), les muscles les plus ventraux forment des arceaux.
Les tentacules sont implantés sur une crête saillante. Les huit plus grands (quatre de premier ordre et quatre de deuxième ordre) sont implantés nettement en retrait des huit petits et sont reliés à la crête tentaculaire par des lignes de cellules saillantes. Le bourrelet péricoronal a deux lames saillantes, la postérieure étant plus développée. Il n'y a pas d'indentation dorsale et le tubercule vibratile saillant a une fente antéro-postérieure.
La branchie est cylindro-conique. Chez les exemplaires de taille moyenne, on compte environ vingt-deux rangs complets de stigmates (jusqu'à trente-cinq chez les exemplaires allongés), avec deux rangs incomplets dorsaux près du tubercule vibratile, et au moins un rang ventral postérieur. Le raphé est formé de languettes transverses bien développées en continuité avec les crêtes des sinus transverses. Il n'y a pas de papilles sur les sinus transverses les plus postérieurs. Les exemplaires de Madagascar possèdent au plus dix-sept rangs de stigmates complets, auxquels s'ajoutent les rangs incomplets antérieurs et postérieurs.
Chez les exemplaires ne présentant pas un allongement particulier, l'estomac est situé au début

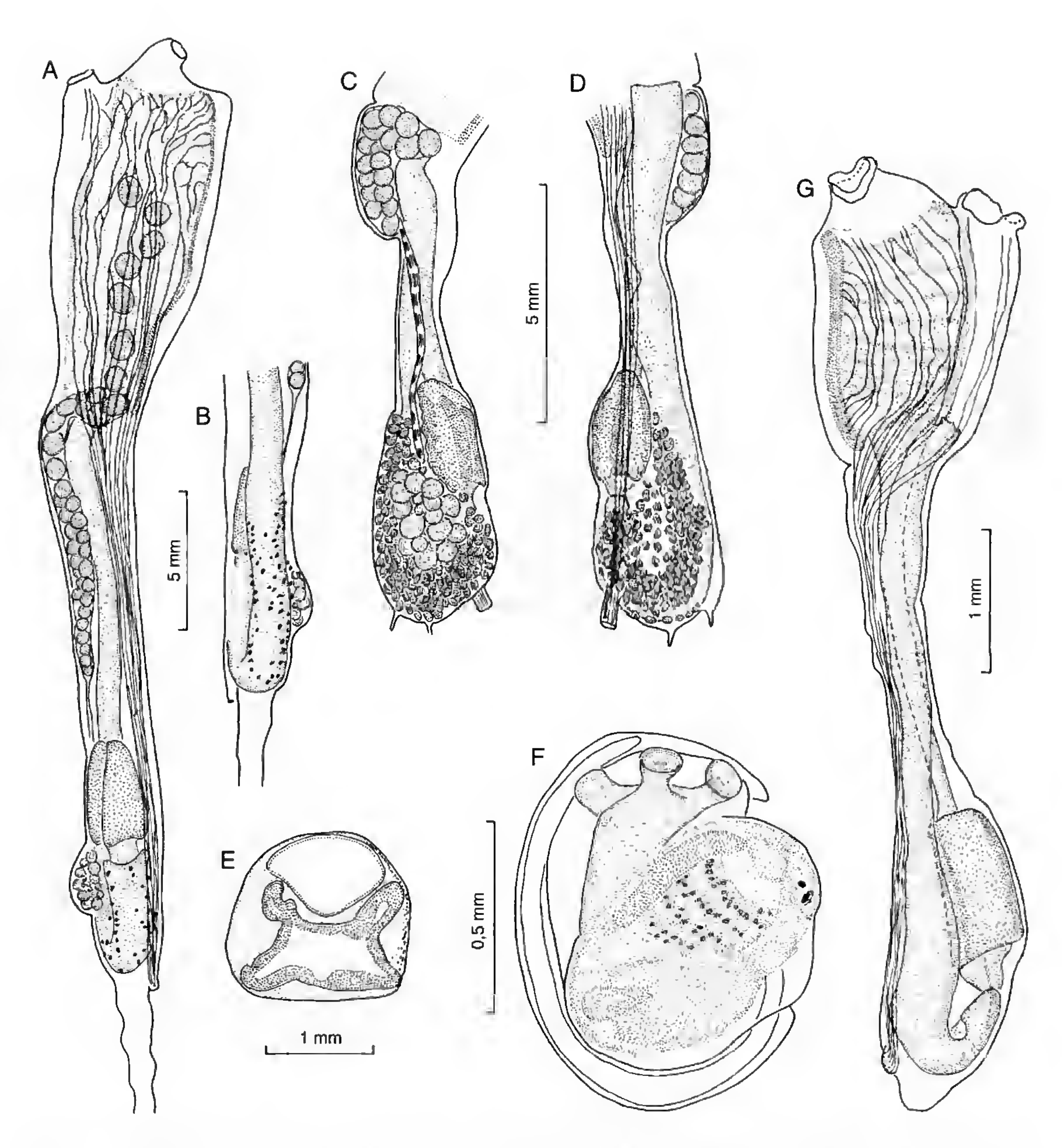


FIG. 6. — *Clavelina fecunda* (Sluiter, 1904) : **A**-F, exemplaire du Mozambique, **A**, zoïde très allongé ; **B**, autre face de l'abdomen ; **C**, **D**, les deux faces de l'abdomen de zoïdes de taille normale ; **E**, coupe de l'abdomen au niveau de l'estomac ; **F**, larve. **G**, exemplaire

de la moitié postérieure de l'abdomen (Fig. 6C, D). Il est allongé avec quatre bourrelets bien saillants mais non marqués par des lignes pigmentaires. En général, il se dispose comme une selle au-dessus de l'intestin (fig. 6E). L'anus un peu festonné s'ouvre au fond de la cavité cloacale à environ deux à trois rangs de stigmates au-dessus de l'entrée de l'œsophage.

L'ovaire (Fig. 6A, C) fait hernie sur la face droite du tube digestif et contient de nombreux œufs.

Les vésicules testiculaires recouvrent les deux faces de l'intestin presque jusqu'à la partie antérieure de l'estomac. Les larves commencent leur développement dans l'oviducte. À la base de la cavité cloacale, l'oviducte se courbe à angle droit pour aller s'ouvrir du côté ventral (Fig. 6A, C). Les larves terminent leur maturation dans la hauteur de la cavité cloacale droite, et commencent parfois leur métamorphose avant d'être pondues. Les larves mesurent 800 à 900 µm (Fig. 6F) avec trois papilles adhésives disposées en triangle dans une partie amincie de la larve. Dans la branchie larvaire, les stigmates se percent d'une manière irrégulière sur quatre bandes de chaque côté.

Remarques

Au Mozambique, cette espèce semble atteindre des tailles plus importantes que celles relevées par les précédents auteurs : 1 cm pour Kott (1990) et de 1,2 à 1,8 cm pour Tokioka (1967), mais ces auteurs n'ont eu à leur disposition que des exemplaires très contractés. Tokioka figure un estomac court et lisse dans un abdomen très court. Kott décrit un court estomac à quatre plis. Probablement à cause d'une taille plus importante, le nombre de rangs de stigmates est plus important chez nos spécimens (jusqu'à trente-cinq) contre seize à vingt pour Kott et vingt pour Tokioka. Kott figure des larves avec deux rangs de stigmates bien marqués au lieu de quatre zones de perforations mal rangées.

Des colonies de *Clavelina* sp. présentant une coloration bleue avec des cercles jaunes autour des siphons ont été décrites des îles Palau (Monniot & Monniot 1996). Ces spécimens ressemblent beaucoup à *C. fecunda* mais ne possèdent aucune larve en incubation alors que presque tous les spécimens de cette espèce possèdent un nombre considérable de larves.

Clavelina meridionalis (Herdman, 1891)
(Fig. 7A-D)

Podoclavella meridionalis Herdman, 1891 : 603 ; 1899 : 4, pl. Cla. 2, figs 1-4 (Australie).

Clavelina meridionalis – Kott 1990 : 48, fig. 13, pl. 3b-d (Australie). – Monniot & Monniot 1996 : 205, fig. 35A-D, pl. 6C (Indonésie).

Description

C. meridionalis vit à Ibo, dispersée sur le récif externe entre 5 et 20 m de profondeur. Les individus sont isolés ou par petits groupes sans connexions vasculaires, dans des anfractuosités du récif. Les plus grands spécimens mesurent 8 cm de long. Cette espèce, contrairement aux autres *Clavelina,* est le plus souvent recouverte d'épibiontes, parfois même sur le thorax. Le siphon cloacal est terminal et le siphon buccal rejeté sur le côté ventral. Les deux siphons sont noirs ou pourpre très foncé avec de part et d'autre deux taches claires. La coloration est localisée dans la tunique, ce qui la rend opaque. Après fixation, elle disparaît et la tunique devient transparente. Le manteau apparaît alors pigmenté en brun clair ou en pourpre. Un seul exemplaire de 10 cm a été trouvé à Madagascar sur un fond sédimentaire, fixé directement dans le sédiment par une touffe de rhizoïdes de 1 cm de long. Ce spécimen est très peu pigmenté et ne présente pas de taches nettes sur les siphons ; sa coloration est ocre translucide avec un semis de taches blanchâtres. Quelle que soit la taille des spécimens, le corps lui-même n'occupe que les cinq derniers centimètres (deux pour le thorax et trois pour l'abdomen). Postérieurement se trouve un pied, parcouru par un stolon, de plusieurs centimètres de tunique opaque correspondant au pédoncule du ou des zoïdes précédents.

La musculature du thorax est constituée en majorité de fibres transverses prenant naissance entre les siphons et tout le long de l'endostyle (Fig. 7A). Les rubans sont parallèles et adoptent une position oblique. Il y a quelques rubans fins provenant du siphon cloacal, qui s'étendent jusqu'au fond de la branchie sans s'anastomoser. La musculature circulaire des siphons est faible. Celle du siphon buccal se rassemble dorsalement pour former un gros ruban musculaire qui soutient le raphé.

On compte une vingtaine de tentacules de trois ou quatre ordres assez régulièrement répartis. Tous sont insérés en retrait de la crête tentaculaire et sont raccordés à celle-ci par deux longues files de cellules colorables (Fig. 7C). Le bourrelet péricoronal est formé de deux lames égales. Le tubercule vibratile est ovale, allongé antéro-postérieurement. Le raphé est formé de languettes pointues correspondant aux sinus transverses. Le

sinus sous-raphéen est très gros et est longé par un fort ruban musculaire.

La branchie est formée d'une trentaine de rangs complets de stigmates auxquels il faut ajouter deux rangées supplémentaires incomplètes antérieures et une rangée postérieure. Les stigmates

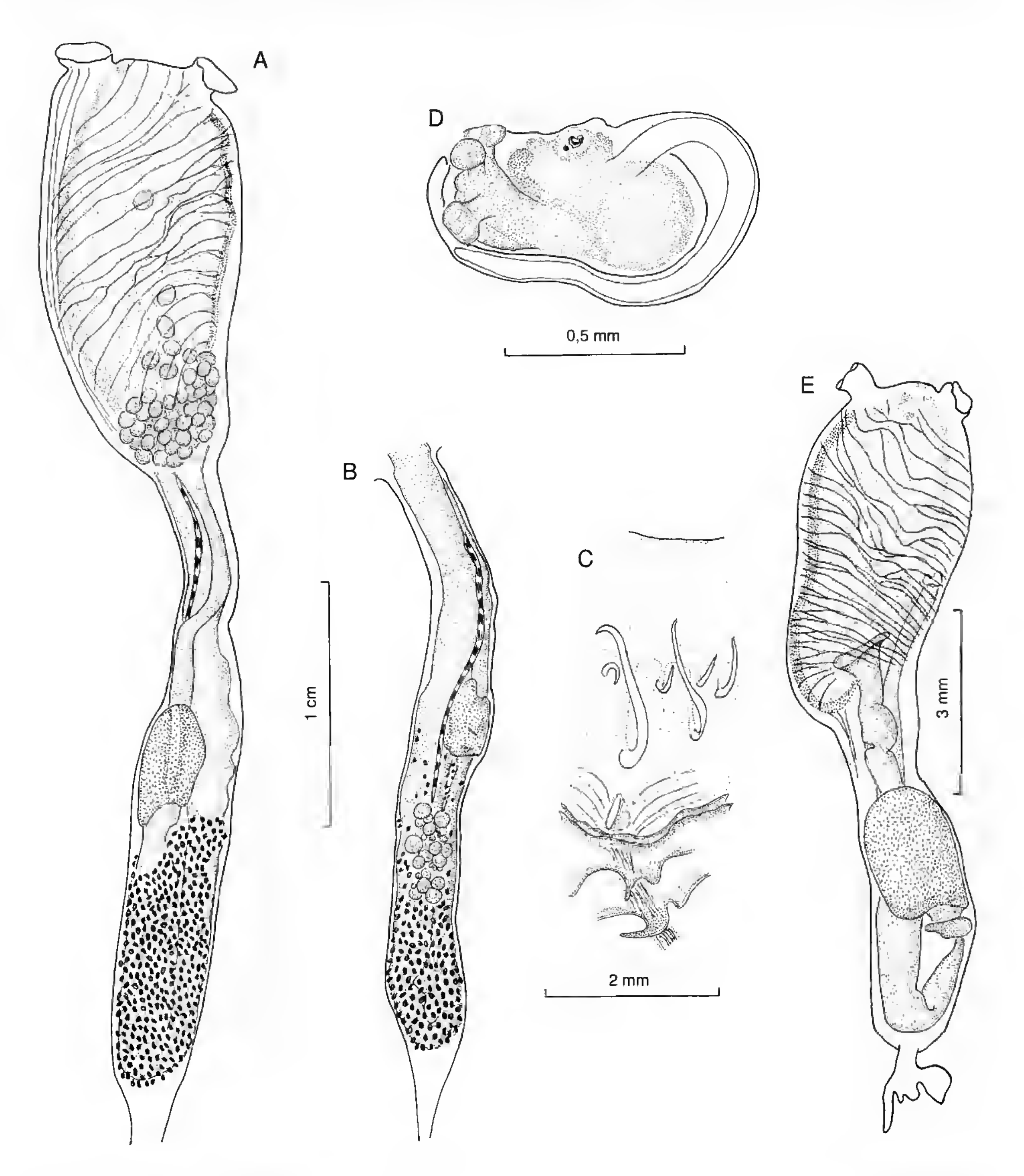


FIG. 7. — **A-D** : *Clavelina meridionalis* (Herdman, 1899), **A**, **B**, thorax et abdomen ; **C**, région neurale ; **D**, larve. **E** : *Clavelina moluccensis* (Sluiter, 1904), zoïde.

sont nombreux, allongés et très régulièrement disposés. Dans la partie antérieure, la branchie n'est liée au manteau que par un petit nombre de trabécules. Ceux-ci deviennent de plus en plus nombreux postérieurement, sauf dans la partie postérieure droite où les larves sont incubées en dehors de l'oviducte.

L'estomac (Fig. 7A, B), situé au milieu de l'abdomen, est ovale, peu allongé, et marqué par un sillon très net sur la face ventrale. Sur les autres faces on trouve quelques irrégularités qui peuvent être dues à la contraction. Il n'y a pas de post-estomac net. L'anus, à bord un peu lobé, s'ouvre trois rangées de stigmates au-dessus de l'entrée de l'œsophage.

L'ovaire est situé sur la face gauche, nettement après l'estomac. Les lobes testiculaires entourent tout le fond de la boucle intestinale. Les larves sont incubées en grand nombre dans le fond de la cavité branchiale droite. Elles possèdent trois papilles adhésives disposées en triangle, deux organes sensoriels ; l'otolithe présente un contour irrégulier. Les plus âgées sont les plus allongées et mesurent 720 µm.

REMARQUES

Monniot & Monniot (1996) discutent la validité de cette espèce à propos d'une population indonésienne. Au Mozambique et à Madagascar, les populations semblent un peu différentes des exemplaires australiens décrits par Kott (1990) et des exemplaires indonésiens. Mais tous les caractères (coloration, taches pigmentaires, taille des zoïdes et des larves, disposition des muscles) ne sont pas suffisamment tranchés pour justifier des coupures génériques. On ignore tout, dans une région donnée, de l'influence du milieu sur la taille et la pigmentation. Le grand exemplaire clair de Madagascar a été trouvé sur un fond sédimentaire gris, alors que ceux provenant de fonds rocheux (Kott 1990 ; Monniot & Monniot 1996, et ceux du Mozambique) sont plus vivement et diversement colorés.

Clavelina moluccensis (Sluiter, 1904) (Fig. 7E)

Clavelina moluccensis – Kott 1990 : 51, fig. 15, pl. 3e-h et synonymie.

? *Clavelina enormis* – Hartmeyer 1905 : 394, figs A-C (Mauritius et Zanzibar) ; 1912 ; 292, pl. 54, fig. 1 (île de Diego Garcia). – Michaelsen 1919 : 71 (Mozambique). – Millar 1956 : 920, fig. 7 (Mozambique : Inhaca) ; 1975 : 214, fig. 8 (Mauritius). – Monniot & Monniot 1976 : 358 (Mozambique : Inhaca).

DESCRIPTION

Cette espèce présente une livrée caractéristique. La coloration est toujours à base de bleu et présente au moins trois points foncés sur une ligne perpendiculaire à l'axe des siphons. La pigmentation est répartie sur le manteau et sur les sinus branchiaux. Chez certains exemplaires d'Ibo, les sinus transverses avaient une coloration foncée.

L'anatomie (Fig. 7E) est, elle aussi, bien définie avec une musculature surtout d'origine dorsale qui ne se prolonge pas nettement dans l'abdomen, un abdomen court, un estomac lisse non muni de côtes, la présence d'un pré-estomac (parfois peu net, marqué uniquement par un sillon) et un anus s'ouvrant vers le milieu de la cavité cloacale.

Cette espèce, décrite d'Indonésie, est connue des Philippines, de Singapour et de tout le pourtour de l'Australie. Elle a été également récoltée à Zanzibar par M. D. Richmond.

REMARQUES

La seule espèce de *Clavelina* qui était connue de la côte africaine de l'océan Indien a toujours été citée sous le nom de *C. gigantea* (Herdman, 1880). La localité-type de cette espèce est Simon's Bay près du cap de Bonne-Espérance. La description de Herdman s'appuie sur quatre zoïdes à demi inclus dans une tunique dure, deux zoïdes étant d'ailleurs soudés sur toute leur longueur. Toutes les autres descriptions font état de zoïdes isolés jusqu'à la base. Il ne s'agit vraisemblablement pas de la même espèce.

Les descriptions de *C. enormis* publiées par Hartmeyer, Michaelsen et Millar correspondent par bien des points à *C. moluccensis* : nombre de rangs de stigmates, musculature surtout transversale et anus débouchant un peu en avant de l'entrée de l'œsophage. L'absence de détails concernant les critères actuellement utilisés pour l'identification des *Clavelina*, en particulier la coloration à l'état vivant, ne permet pas d'identifier formellement *C. enormis* non Herdman.

RÉFÉRENCES

Cloney R. A. 1979. — Larval adhesive organs and metamorphosis in ascidians. II. The mechanism of eversion of the papillae of *Distaplia occidentalis*. *Cell and Tissue Research* 200: 453-473.

Hartmeyer R. 1905. — Ascidien von Mauritius. *Zoologische Jahebücher, Abteilung für Systematik, Okologie und Geographie der Tiere* Suppl. 8: 383-400.

— 1912. — Die Ascidien der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Deutschen Tiefsee-Expedition* 7: 223-392.

— 1912. — Tunicata. *in Zoologische und anthropologischen Ergebnisse einer Forchungsreise im westlichen une zentralen Südafrica* Jena: 125-144.

Herdman W. A. 1891. — A revised classification of the tunicata with definitions of the orders, suborders, families, subfamilies, and genera, and analytical keys to the species. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 23: 558-652.

— 1899. — Descriptive catalogue of the tunicata in the Australian Museum Sydney N. S. W., *Australian Museum Sydney Catalogue* 17: 1-139.

Kott P. 1957. — The ascidians of Australia. II. Aplousobranchia Lahille: Clavelinidae Forbes *et* Hanley and Polyclinidae Verrill. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 8 (1): 64-110.

— 1990. — The Australian ascidiacea. Part. 2, Aplousobranchia (1). *Memoirs of the Queensland Museum* 29 (1): 1-266.

Michaelsen W. 1919. — Die Krikobranchien Ascidien des Westlichen Indischen Ozeans: Claveliniden und Synoiciden. *Mitteilungen des naturhistorischen Museum in Hamburg* 34: 74-98.

— 1920. — Die Krikobranchien Ascidien des Westlichen Indischen Ozeans: Didemniden. *Mitteilungen des naturhistorischen Museum in Hamburg* 37: 1-74.

Millar R. H. 1956. — Ascidians from Mozambique, East Africa. *Annals and Magazine of Natural History* (12) 9: 913-932.

Monniot C. & Monniot F. 1976. — Ascidies de la côte du Mozambique. *Revue de Zoologie Africaine* 90 (2) : 357-392.

Monniot C., Monniot F. & Laboute P. 1991. — *Coral reef ascidians of New Caledonia*. Collection Faune tropicale, éditions de l'ORSTOM, Paris, 30, 247 p.

Monniot F. 1988. — Ascidies de Nouvelle-Calédonie. V. Polycitoridae du lagon. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 10 (2) : 197-235.

Monniot F. & Monniot C. 1996. — New collections of Ascidians from the western Pacific and southern Asia. *Micronesica* 29 (2): 133-279.

Nishikawa T. 1984. — Ascidians from the Truk Island, Ponape Island and Majuro Atoll (Tunicata - Ascidiacea). *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology* 27: 107-140.

Sluiter C. P. 1904. — Die Tunicaten der Siboga-Expedition. Pt. I. Die socialen und holosomen Ascidien. *Siboga-Expeditie* 56A: 1-139.

Tokioka T. 1952. — Ascidians collected by Messrs. Renzi Wada with Seiza Wada from the pearl-oyster bed in the Arafura Sea in 1940. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 2 (2): 91-142.

— 1967. — Pacific tunicata of the United States National Museum. *United States National Museum Bulletin* 251: 1-242.

Vasseur P. 1969. — Deuxième contribution à l'étude des ascidies de Madagascar, région de Tuléar. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 2, 40 (5) : 912-923.

Soumis pour publication le 20 juin 1996 ;
accepté le 23 septembre 1996

New species of the deep-sea holothurian family Elpidiidae Théel, 1879

Andrey V. GEBRUK
P. P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
Krasikova, 23, 117 218 Moscow (Russia)

KEY WORDS
Holothuroidea,
Elpidiidae,
new species.

ABSTRACT
Descriptions are given of three new species of the deep-sea holothurian family Elpidiidae: *Achlyonice margitae* n.sp., *Achlyonice myriamae* n.sp. and *Peniagone thieli* n.sp. *Achlyonice myriamae* is recorded from the Bay of Biscay, and the other two species from New Caledonia. The species belonging to the genus *Achlyonice* are briefly discussed.

MOTS CLÉS
Holothuries,
Elpidiidae,
nouvelles espèces.

RÉSUMÉ
Trois nouvelles espèces d'holothuries profondes de la famille des Elpidiidae sont décrites : *Achlyonice margitae* n.sp., *Achlyonice myriamae* n.sp. et *Peniagone thieli* n.sp. *A. myriamae* a été récoltée dans le golfe de Gascogne et les deux autres proviennent de Nouvelle-Calédonie. Les caractères différentiels du genre *Achlyonice* sont discutés.

INTRODUCTION

The Elpidiidae is the largest family of elasipodid holothurians (Elasipodida Théel, 1882). The group was reviewed by Hansen (1975) and more recently by Gebruk (1990). The last revision was based primatly on the extensive collection of deep-sea holothurians from numerous worldwide Soviet deep-sea expeditions, stored at the P. P. Shirshov Institute of Oceanology in Moscow. Recently, the authot examined additional material from various deep-sea collections. This has alteady tesulted in some changes to the taxonomy of elpidiid holothurians (Gebruk & Shirshov 1994). The present paper presents a further contribution to elpidiid systematics based on material from the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN), IFREMER (Brest) and the Zoological Museum, University of Copenhagen (ZMUC). Two of the species described were tecorded in New Caledonia, an area actively studied by French researchers in recent years (Richer de Forges 1990). The third species is from the bay of Biscay.

DESCRIPTION

Achlyonice margitae n.sp.
(Fig. 1)

Peniagone vitrea – Sluiter, 1901: 74.
Non *Peniagone vitrea* Théel, 1882: 50-52, Pl. VII (7-9), Pl. XXXIV (17-18), Pl. XLIV (10).

MATERIAL EXAMINED. — Holotype MNHN cat. No. EcEh 8053, stn CP30, 23°08.44'S - 166°40.83'E, depth 1140 m.

ADDITIONAL MATERIAL. — *Siboga*, stn 211, 5°40.7'S - 120°45.5'E, depth 1158 m, ZMUC, slide preparation.

ETYMOLOGY. — The species is named after the echinoderm expert Margit Jensen.

DISTRIBUTION. — New Caledonia and Indonesia, two records from a depth of 1140 m and 1158 m.

DIAGNOSIS

Body slightly elongated; anterior part may be directed ventrally. Tentacles 10 (?). Tubefeet eight-ten pairs in the posterior half of the body, closely placed, partly fused. Btoad velum present, followed by at least one pair of small papillae. Dorsal spicules tripartite with strongly downwardly bent spinous arms, 0.3-0.35 mm long, and three long apophyses, reaching 0.2 mm, some bearing small spines at the ends. Ventral spicules have less strongly bent arms, 0.1-0.2 mm long, and shorter apophyses, 0.05-0.08 mm long and often spinous.

DESCRIPTION

The single specimen from New Caledonia is 2.6 cm long and poorly preserved. The anterior patt of the body does not seem to be so sttongly bent venttally as in the *Siboga* specimen. The number of tentacles cannot be clearly seen, but they are at least ten. Many of the tubefeet are lost and their number is also not clear: from the marks left, it seems to be eight pairs on the left side and ten on the right. Tubefeet present are small, bordering the posterior half of the ventral sole. Only one pair of small papillae occurs posteriot to the relatively large velum (Fig. 1A).
Despite the poor preservation, the integument is presenr and all details of the spicules can be clearly seen. The arms of tripartite spicules are usually spinous, wheteas apophyses may be smooth. Dorsal (Fig. 1B-E) and ventral spicules (Fig. 1F-I) are different, the latter having much straighter arms and shottet apophyses, some of them beating large spines.

REMARKS

The single specimen from *Siboga* stn 211 was originally assigned by Sluiter (1901) to *Peniagone vitrea*, Théel, mainly on the basis of its external morphology, *i.e.* the anterior part of the body being ventrally or posteriorly directed, tubefeet developed only in the posterior part and the velum being broad. Later Hansen (1975) re-examined this specimen (stored at the Zoological Museum of Amsterdam) and noticed peculiar tripartite spicules, atypical of *Peniagone*. Tripartite spicules, as the main type of skeletal elements, are only common in two elpidiid genera, *Amperima* Pawson, 1965 and *Achlyonice* Théel, 1879. In addition to having three-armed spicules, *Amperima* is characterized by the pre-

sence of small C-shaped elements, which are lacking in *Achlyonice.* Since C-shaped spicules were not present in the *Siboga* specimen, Hansen (1975) proposed that it belonged to the genus *Achlyonice.* This was confirmed by the discovery of a new specimen, from New Caledonia, having

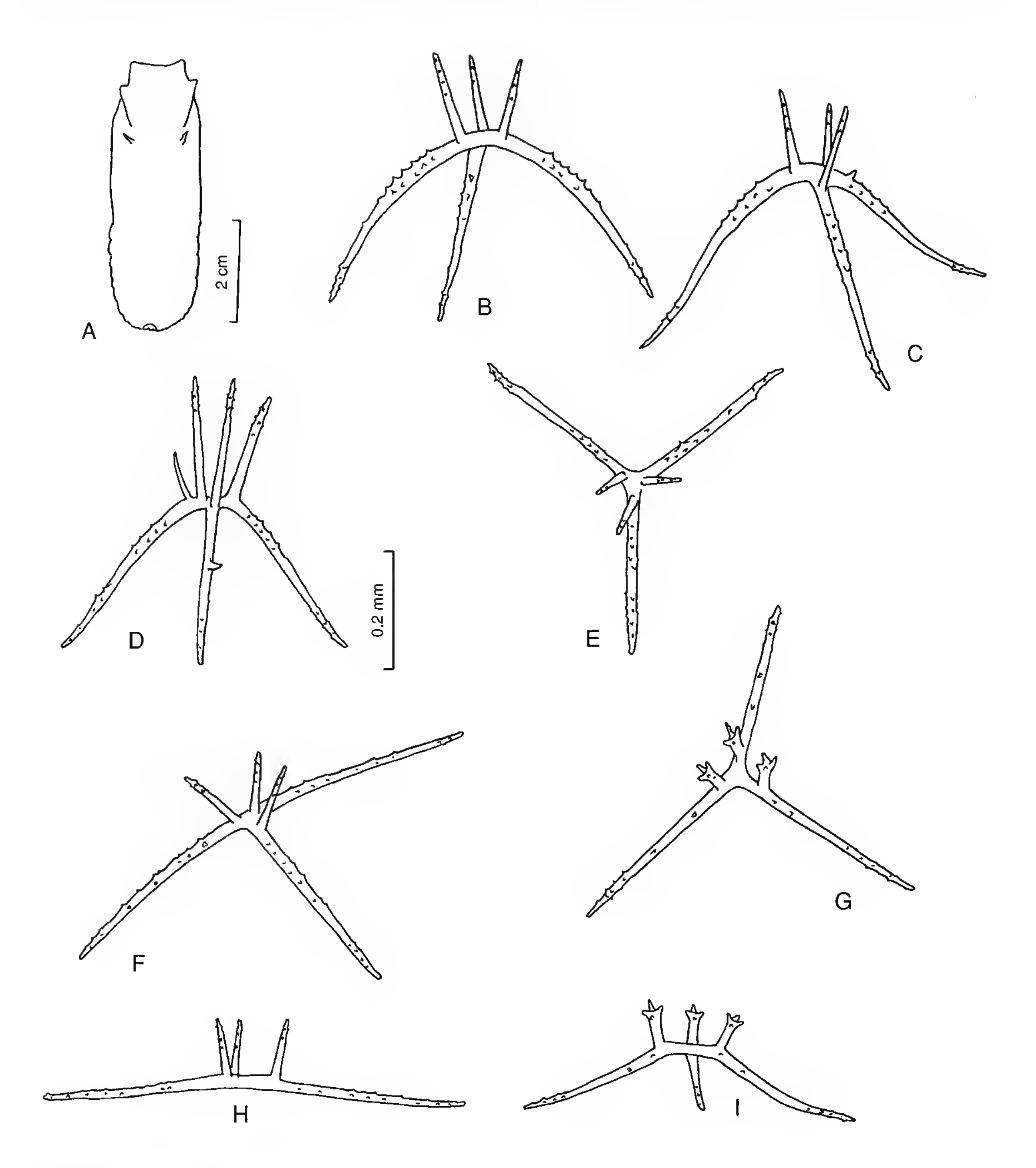


FIG. 1. — *Achlyonice margitae* n.sp. **A**, dorsal view; **B-E**, dorsal spicules; **F-I**, ventral spicules. Bar scale: A, 1 cm; B-I, 0.2 mm. E corresponds to spicule C seen from above.

the same type of spicules as the *Siboga* specimen. The preparation of spicules from the *Siboga* specimen, made by Hansen, was re-examined at ZMUC. In both specimens, the tripartite spicules are absolutely identical and C-shaped elements are not present.

The genus *Achlyonice* is also characterized by the development of usually twelve tentacles rather than ten, as in all the other elpidiids. This feature cannot be seen with certainty in the specimen from New Caledonia, neither was it mentioned by Sluiter (1901) for his specimen. It may well be that only ten tentacles are developed in this particular species. Specimens from New Zealand described by Pawson (1965) as *Amperima tui*, and assigned later by Hansen (1975) to the genus *Achlyonice*, had ten-twelve tentacles. It seems therefore that while some species of *Achlyonice* bear twelve tentacles, others have only ten, as also suggested by Hansen (1975).

The spicules of *A. margitae* resemble those of *Peniagone vitrea*, with the arms being strongly bent downwards and apophyses very high. The number of arms, however, is three in *Achlyonice* and four in *Peniagone*.

RELATIONSHIPS

Achlyonice margitae differs remarkably from all other known species of the genus in having tripartite spicules with strongly bent arms and very high apophyses. There are not enough reasons, however, to establish a new genus for this form.

Achlyonice myriamae n.sp.
(Fig. 2)

MATERIAL EXAMINED. — Holotype: MNHN, cat. No. EcEh 8054 (IFREMER, BIOGAS3, stn CV26, 47°33.9'N - 9°05.3'W, depth 2822 m).
Paratypes: IFREMER, BIOGAS3, stn CV26, 4 individuals.

ETYMOLOGY. — The species is named after Myriam Sibuet, who has contributed much to our knowledge of deep-sea holothurians.

DISTRIBUTION. — Single record in the Bay of Biscay. Depth 2822 m.

DIAGNOSIS

Body flattened, especially in the posterior part, integument gelatinous. Mouth ventral, tentacle crown directed downwards, anus dorsal. Tentacles 12, connected by a thin membrane, except the two ventral which are shorter than others (Fig. 2B). Twelve to thirteen pairs of tubefeet, bordering the posterior two thirds of the ventral sole, anterior 7-8 free, posterior 5-6 fused forming anal lobe. Velum of same breadth as the body, hanging over the anterior part of the body, composed of two pairs of papillae, inner pair shorter than outer. One pair of extremely long papillae, widely spread, exceeding velum in length, developed directly behind the velum; no other papillae present on dorsum (Fig. 2A, B).

Tripartite spicules and rods are present; scattered,

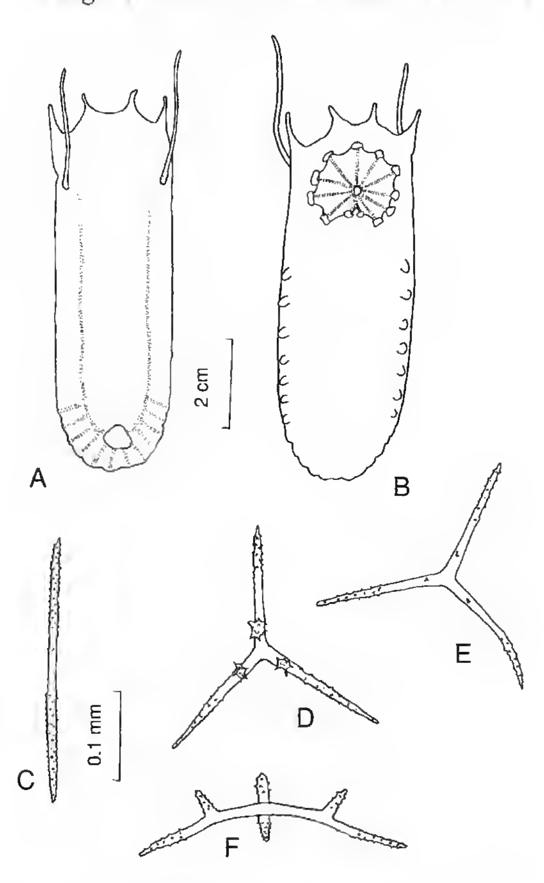


FIG. 2. — *Achlyonice myriamae* n.sp. **A**, dorsal view; **B**, ventral view; **C-F**, spicules. Bar scale: A, B, 2 cm; C-F, 0.1 mm.

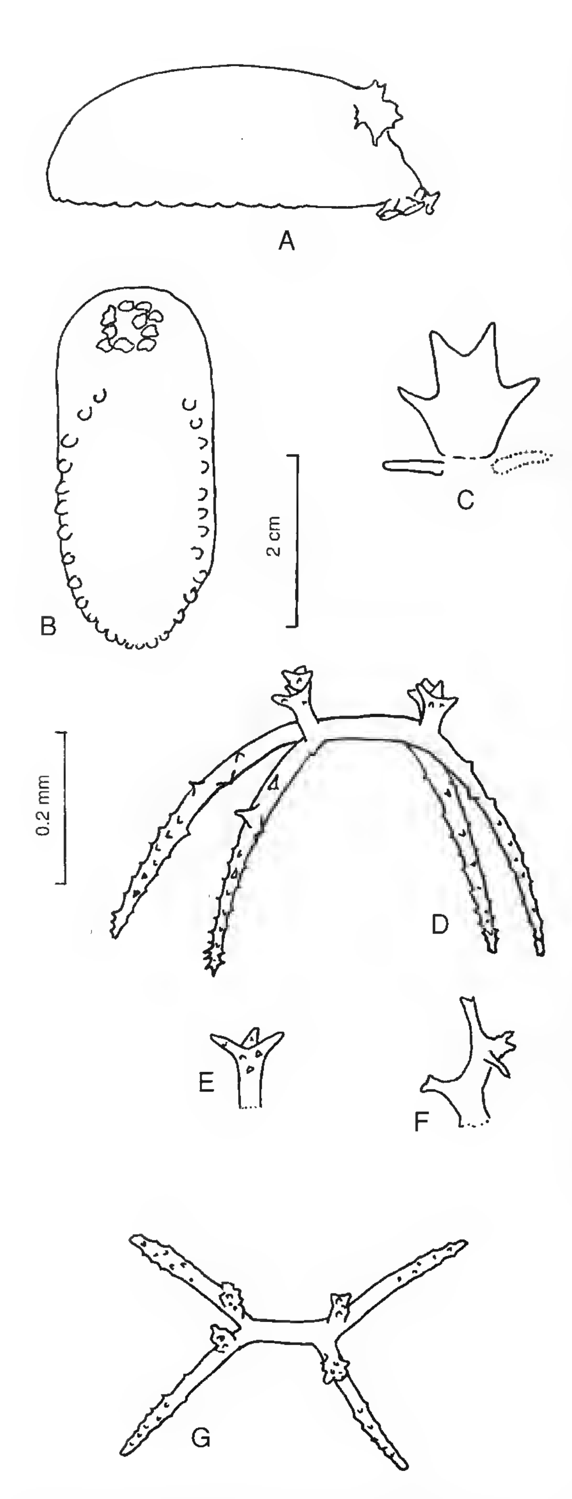


FIG. 3. — *Peniagone thieli* n.sp. **A**, side view; **B**, ventral view; **C**, velum; **D-G**, spicules. Bar scale: A, B, 2 cm ; D-G, 0.2 mm.

with rods slightly more numerous. Spicules are similar on dorsal and ventral sides. Arms of tripartite spicules 0.1-0.2 mm long, spinous at the ends; short apophyses also spinous. Rods slender, bearing small spines, except in the middle part (Fig. 2C-F).

DESCRIPTION

The holotype is 8 cm long and 2.5 cm broad; paratype specimens range from 5 to 7,5 cm in length. In the holotype the right papilla is slightly longer than the left one and is 2.5 cm in length. All five specimens are slightly damaged, but well preserved enough that details of the external morphology and spicules can be clearly seen.

REMARKS

The gelatinous skin layer is quite unusual for this genus and, although it is thick, it can probably be easily lost together with the spicules. The tentacle membrane is atypical for elpidiids, but it has been described also in *Achlyonice monactinica* Ohshima, 1915, known from off Japan.

RELATIONSHIPS

The external morphology of *A. myriamae* is remarkably similar to that of *A. monactinica*, as described by Ohshima (1915) on the basis of sixteen specimens. Points of similarity, besides the tentacle membrane, include a flattened body, especially in the posterior part, broad velum with outer papillae clearly longer than the inner ones, and rods which are more numerous than tripartite spicules. The two species, however, differ in the type of spicules, asymetrical triradiate elements without apophyses being present in *A. monactinica*, and the remarkably long dorsal papillae which are only known in *A. myriamae*.

Peniagone thieli n.sp.
(Fig. 3)

MATERIAL EXAMINED. — Holotype MNHN cat. No. EcEh 8055, stn CP63, 24°28.69'S -168°07.72'E, depth 2160 m.

ETYMOLOGY. — The species is named after the deep-sea explorer Hjalmar Thiel.

DISTRIBUTION. — Single record in New Caledonia.

DIAGNOSIS
Body ovoid, dorsal side vaulted. Mouth almost ventral, anus terminal. Fourteen pairs of tubefeet, bordering almost the entire ventral sole, which slightly narrows anteriorly; posteriormost tubefeet are smallest. Velum composed of two pairs of papillae; one pair of relatively long papillae present just behind velum (Fig. 3A-C).
Dorsal deposits with strongly curved arms, reaching 0.40-0.42 mm in length and strongly spinous; apophyses up to 0.1 mm high, branched at the ends or bearing large spines (usually three; Fig. 3E, F). Ventral deposits usually smaller, with less strongly curved arms and unbranched but spinous apophyses (Fig. 3D-G).

DESCRIPTION
The single specimen is 4.1 cm long and poorly preserved. The right dorsal papilla is lost, but all the other morphological details are clearly seen. The integument is partly present.

REMARKS
Branched apophyses of dorsal spicules have never been reported in this genus before, therefore this specimen obviously represents a new species.

RELATIONSHIPS
The new species is closest to *Peniagone porcella* Perrier, 1896, which also has robust spicules with long, strongly spinous arms and spinous apophyses (Perrier 1902: pl. XIX, figs 15-17). However, the apophyses are simple in *P. porcella* but branched in *P. thieli*.

DISCUSSION

The two new species of *Achlyonice* described here increase the number of species in this peculiar genus to five, namely *A. ecalcarea* Théel, 1879, *A. monactinica* Ohshima, 1915, *A. tui* (Pawson, 1965), *A. margitae* n.sp. and *A. myriamae* n.sp. A number of specimens from the Antarctic, described as *Achlyonice violaecuspidata* Gutt, 1990, were re-examined and found to belong to another genus and species, *Rhipidothuria racowitzai* Hérouard, 1901 (Gebruk & Shirshov 1994). Hansen (1975) also suggested that a single incomplete specimen from New Zealand, described as *Scotopolanes gilpinbrowni* Pawson, 1965, may belong to the genus *Achlyonice*. However, owing to the lack of many morphological details, neither Hansen (1975) nor Gebruk (1990) have considered the description of this species reliable.
One of the peculiarities of the genus *Achlyonice* is that the number of tentacles varies from ten to twelve. Other elpidiids always have ten, with the one exception of *Peniagone islandica* Deichmann, 1930 which has eight tentacles. Other peculiarities include the variation of spicules from regularly tripartite (*A. ecalcarea, A. myriamae, A. margitae*) to rods, which may occasionally have a side-branch but are never symmetrically tripartite (*A. monactinica*). Such variation is unknown in other elpidiid genera, all of which have a certain main type of spicules. Additionally, *A. tui* (Pawson, 1965) is completely devoid of spicules and it was assigned to this genus with some uncertainty by Hansen (1975) only because ten-twelve tentacles were present. It may well be that these specimens were lacking the external skin layer, which seems to be often gelatinous in this group and easily lost. Elpidiids are never completely devoid of skeletal elements in the skin, although some of the *Ellipinion* species (e.g. *E. kumai* Mitsukuri, 1912) may have very few of them. The tentacle membrane developed in *A. myriamae* and *A. monactinica* is another very unusual feature. Apart from *Achlyonice*, it is found only in two archaic elpidiid genera *Rhipidothuria* Hérouard, 1901 and *Psychrelpidia* Hérouard, 1923.
Peniagone thieli and *Achlyonice margitae* increase the number of endemics to the bathyal zone of the Indo-Malayan archipelago (including New Caledonia). This region is thought to play an important role in the formation of the modern deep-sea fauna (Mironov 1985; Gebruk 1994).

Acknowledgements
I am grateful to the following echinoderm specialists, who gave me the opportunity to work with deep-sea collections: Dr. M. Jensen

(Copenhagen), Dr. N. Ameziane (Paris), Dr. M. Sibuet (Brest). I owe a particular debt to Prof. H. Thiel, who helped me to organize my European research programme on deep-sea holothurians. I also thank Dr. A. Gooday for the correction of English usage and two anonymous reviewers for valuable comments. This work has been supported in part by the Alexander von Humboldt Foundation (Germany) and the Royal Society of London.

REFERENCES

Gebruk A. V. 1990. — *Deep-sea holothurians of the family Elpidiidae*: 1-160 [in Russian]. Nauka, Moscow.

— 1994. — Two main stages in the evolution of the deep-sea fauna of elasipodid holothurians, *in* David B., Guille A., Féral J.-P. & Roux M. (eds), *Echinoderms through Time*, Balkema, Rotterdam: 507-514.

Gebruk A. & Shirsov P. P. 1994. — Revision of two deep-sea holothurian genera *Psychrelpidia* Hérouard, 1923 and *Rhipidothuria* Hérouard, 1901 (Elpidiidae). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* 91:147-154.

Hansen B. 1975. — Systematics and biology of the deep-sea holothurians. Part I. Elasipoda. *Galathea Reports* 13: 1-262.

Mironov A. N. 1985. — The role of dispersal in the formation of the recent faunistic complex of echinoids within the tropic zone. *Okeanologia* 25: 301-307 [in Russian].

Ohshima H. 1915. — Report on the holothurians collected by the United States steamer "Albatross" in the northwestern Pacific during the summer of 1906. *Proceedings of the United States National Museum* 48: 213-291.

Pawson D. 1965. — Some echinozoans from north of New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology* 5: 197-224.

Perrier R. 1902. — Holothuries. *Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman » pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883* : 274-554.

Richer de Forges B. 1990. — Les campagnes d'exploration de la faune bathyale dans la zone économique de la Nouvelle-Calédonie, *in* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes Musorstom, 6, *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (A) 145 : 9-54.

Sluiter C. P. 1901. — Die Holothurien der Siboga-Expedition. *Siboga-Expedition* (1) 44: 1-142.

Théel H. 1882. — Report of the Holothurioidea dredged by H. M. S. *Challenger* during years 1873-1876. Part 1. *Report on the scientific results of the voyage of H .M. S. Challenger in the years 1873-1876. (Zoology)* 4: 1-176.

Submitted for publication on 30 May 1996;
accepted on 2 December 1996.

Discovery of a deep-sea echiuran in the North-East tropical Atlantic, with redescription of the species

Ramlall BISESWAR
Zoology Department, University of Durban-Westville,
Private Bag X54001, Durban, 4000 (Republic of South Africa)

ABSTRACT
This report contains a redescription of *Alomasoma chaetiferum* Zenkevitch, 1958, a deep-sea bonellid (Bonelliidae) that was collected off the coast of Mauritania (18°31.1'N - 21°2.8'W) in the North-East tropical Atlantic. The discovery of this species at the above locality is the first record of its occurrence in the Atlantic Ocean and now considerably extends its range of distribution.

KEY WORDS
new record,
deep-sea echiuran,
North-East tropical Atlantic.

RÉSUMÉ
Cet article redécrit *Alomasoma chaetiferum* Zenkevitch, 1958, espèce abyssale de bonellides (Bonelliidae), récoltée au large de la côte de Mauritanie (18°31,1'N - 21°2,8'W) dans le nord-est de l'océan Atlantique tropical. C'est la première fois que cette espèce est récoltée dans l'océan Atlantique ; cette découverte étend considérablement son aire de répartition.

MOTS CLÉS
espèce abyssale d'echiuriens,
redescription,
nouvelle localité,
océan Atlantique tropical NE.

INTRODUCTION

The author received a single deep-sea bonellid (Phylum: Echiura) through the courtesy of Dr. Joëlle Galeron (CENTOB, IFREMER, Brest) for the purpose of identification. The specimen was collected with a beam-trawl during the cruise EUMELI 3 that was undertaken off Mauritania (18°31.1'N - 21°2.8'W) in the North-East tropical Atlantic, under Dr. Guy Jacques as chief scientist in September 1991.
EUMELI is associated with the National Programme of Ocean Flow and is the French contribution to the international programme entitled "Joint Global Ocean Flux Study" (JGOFS) of the International Council of Scientific Unions.

Family BONELLIIDAE Baird, 1868
Genus *Alomasoma* Zenkevitch, 1858
Alomasoma chaetiferum Zenkevitch, 1958
(Fig. 1A-D)

MATERIAL. — One sexually mature ♀, off Mauritania, Campaign EUMELI 3 CPH 13, collected 16.I.91, locality coordinates 18°31.1'N - 21°2.8'W, depth 3108 m.

DESCRIPTION

The proboscis is missing in the preserved specimen. Trunk is pale pink, more or less pear-shaped, 60 mm in length and 27 mm across broadest part, broad at anterior end but gradually tapering posteriorly (Fig. 1A). Small round to oval papillae are closely aggregated at anterior and posterior ends of trunk; middle region is smooth and devoid of papillae. Integument is opaque at extremities of trunk but thin and somewhat translucent in middle region. Only the basal part of one of the members of the pair of setae is present. An interbasal muscle between the setae is absent. A single genital pore is situated just behind the setae, about 4 mm from the junction of proboscis and trunk.
Internally, dorsal and neurointestinal vessels connect indirectly without a ring sinus (Fig. 1B). Alimentary canal long and coiled with a narrow intestinal siphon. Pharynx is bulbous, clearly demarcated from oesophagus (Fig. 1B). Intestinal contents moulded into round to oval faecal pellets of variable size. Few thin mesenteric strands fasten alimentary canal to body wall.
Gonoducts one pair (Fig. 1C), sac-like, on either side of nerve cord, compactly filled with eggs. Gonostome basal in position, gonostomal lip with frilly margin and located on a short stalk.
Anal vesicles are two sac-like structures projecting from posterior end of rectum and bearing numerous elongate, brown excretory tubules (Fig. 1D). Excretory tubules are unbranched terminating in ciliated funnels.
No dwarf males were found associated with the female.

REMARKS

The genus *Alomasoma* Zenkevitch is distinguished in processing a grooved proboscis with an undivided tip, a pair of gonoducts with basal gonostomes and a single gonopore. The anal vesicles are sac-like structures into which open numerous, unbranched excretory tubules. Ventral setae may or may not be present (Stephen & Edmonds 1972).
The genus *Amalosoma* Fisher, 1948 is closely related to *Alomasoma* but differs in possessing a specialized genital slit anterior to the gonopores and in lacking ventral setae. Also, in the genus *Amalosoma*, the two gonoducts open separately to the exterior and the excretory tubules of the anal vesicles open independently into the rectum.
The species *A. chaetiferum* is originally described by Zenkevitch (1958) from two specimens from the Aleutian Trench at a depth of 7268 m. Biseswar (1993) identified and described two sexually mature females of this species that were collected on an expedition that was undertaken to the Lau Basin (22°33'S - 176°43'W) in the South-West Pacific. The specimen on hand is ascribed to *A. chaetiferum* as it possesses a single gonopore and a pair of ventral setae. The structure of the anal vesicles, also, closely approaches the description provided by Zenkevitch (1958). This specimen with a trunk length of 60 mm is also larger than those described previously.
Four species are currently known in the genus *Alomasoma*, namely: *A. chaetiferum* Zenkevitch,

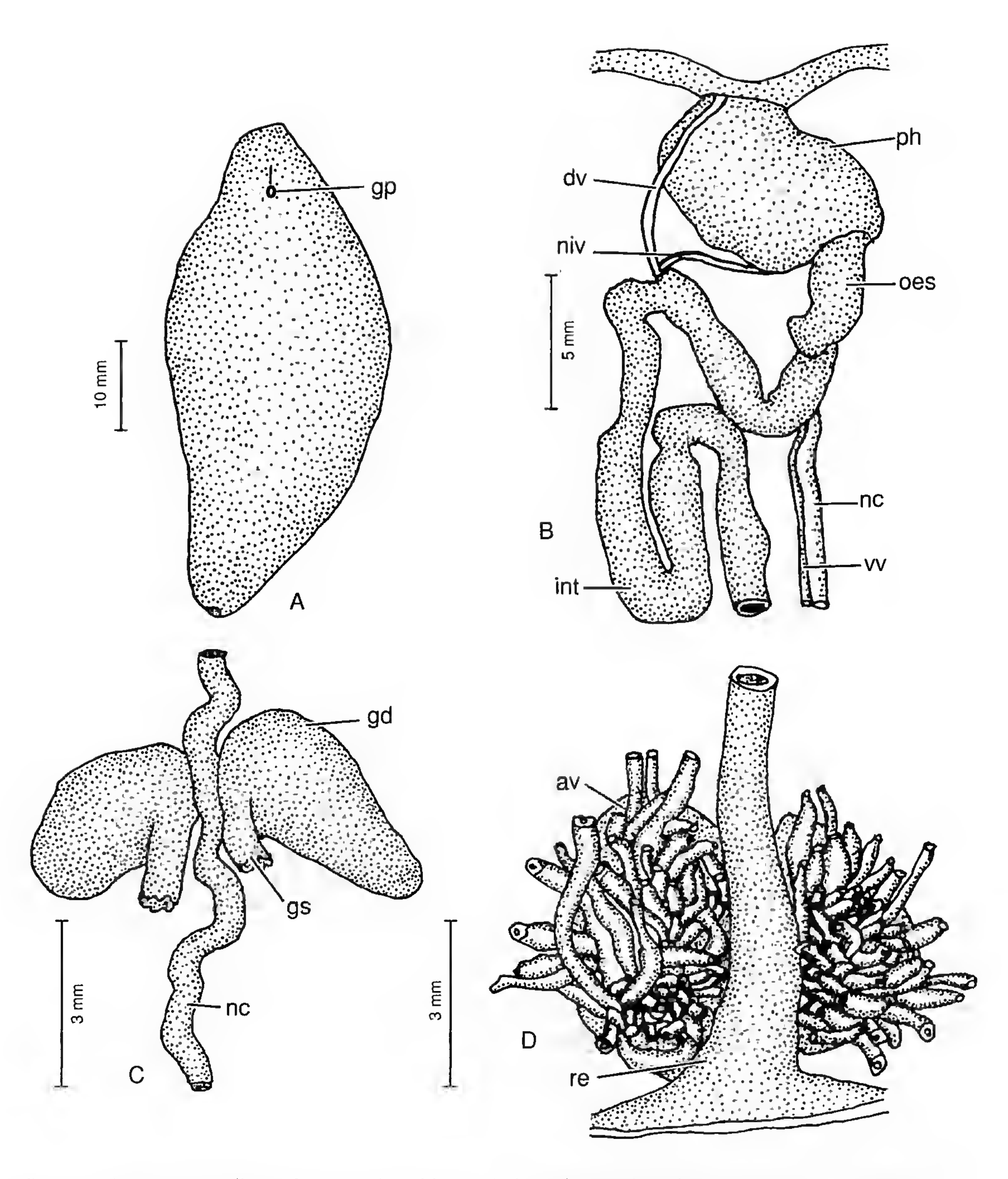


Fig. 1. — *Alomasoma chaetiferum*: **A**, ventral view of female; **B**, internal morphology; **C**, gonoducts; **D**, anal vesicles. **av**, anal vesicle; **dv**, dorsal vessel; **gd**, gonoduct; **gp**, gonopore; **gs**, gonostome; **int**, intestine; **nc**, nerve cord; **niv**, neurointestinal vessel; **oes**, oesophagus; **ph**, pharynx; **re**, rectum; **vv**, ventral vessel.

1958; *A. nordpacificum* Zenkevitch, 1958; *A. belyaevi* Zenkevitch, 1964 and *A. rhynchollulus* Datta Gupta, 1981. All the species have been recovered from great depths. Zenkevitch (1966) assigned some specimens, collected by the *Galathea* Expedition, to this genus.

The present specimen from the North-East tropical Atlantic corresponds with the description given by Zenkevitch (1958) but differs slightly from the description given by Biseswar (1993) in the structure of the anal vesicles. *Alomasoma nordpacificum* is morphologically very similar to *A. chaetiferum* but differs in lacking ventral setae and in possessing a gonostome that is located on a long stalk.

The discovery of *A. chaetiferum* off the coast of Mauritania is the first record of its occurrence in the Atlantic Ocean and now considerably extends its range of distribution.

Acknowledgements

Grateful acknowledgements are due to Dr. Guy Jacques (chief scientist of the EMUELI 3 cruise) and to the benthic biological team of the Laboratoire d'Écologie Abyssale (LEA, IFREMER, Brest), for the loan of this specimen.

REFERENCES

Biseswar R. 1993. — Some deep-sea echiurans of the South-West Pacific. *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle,* Paris, série 4, A 15 (1-4) : 25-30.

Stephen A. C. & Edmonds S. J. 1972. — *The phyla* Sipuncula *and* Echiura. The British Museum (Natural History), London, 528 p.

Zenkevitch L. A. 1958. — The deep-sea echiurids of the north-western part of the Pacific Ocean. *Trudÿ Instituta Okeanologii Akademii Nauk SSSR* 27: 192-203.

— 1966. — The systematics and distribution of abyssal and hadal (ultra-abyssal) Echiuroidea. *Galathea Report* 8: 175-184.

Submitted for publication on 31 July 1996; accepted on 20 January 1997.

Deux nouveaux Nippostrongylinae (Nematoda, Trichostrongylina) parasites de Muridae du Sénégal

Malick DIOUF
Laboratoire Eau et Santé, Orstom, B. P. 1386, Dakar (Sénégal)
Laboratoire de Parasitologie, Département de Biologie animale,
Faculté des Sciences et Techniques de l'Université CH. A. Diop (Sénégal)

Cheick T. BÂ
Laboratoire de Parasitologie, Département de Biologie animale,
Faculté des Sciences et Techniques de l'Université CH. A. Diop (Sénégal)

Marie-Claude DURETTE-DESSET
Laboratoire de Biologie parasitaire, Protistologie, Helminthologie, associé au CNRS,
Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

RÉSUMÉ
Description de deux nouveaux Nippostrongylinae (Heligmosomoidea-Heligmonellidae) : *Neoheligmonella dielmensis* n.sp. parasite d'*Arvicanthis niloticus* dans la province de Saloum et *Heligmonina bignonensis* n.sp. parasite de *Mastomys erythroleucus* dans la province de Casamance. *N. dielmensis* se distingue des autres espèces du genre par les caractéristiques du synlophe au milieu du corps et en avant de la vulve, par le rapport de la hauteur sur la largeur de la bourse caudale et celui de la longueur des spicules sur la longueur du corps. *H. bignonensis* se distingue de toutes les autres espèces du genre par la division très profonde de la côte dorsale, juste en arrière de la naissance des côtes 8. Comme *H. chabaudi* (Durette-Desset, 1964), parasite de Muridés en République centrafricaine, la femelle possède un ovéjecteur très court et une queue rectiligne. Elle s'en différencie par la forme de l'extrémité de l'arête gauche (pointue et non arrondie), par des côtes 8 minces et par un faible écart entre la vulve et l'anus.

MOTS CLÉS
Neoheligmonella dielmensis n.sp.,
Heligmonina bignonensis n.sp.,
Nematoda,
Trichostrongylina,
Nippostrongylinae,
Rongeurs Muridae,
Sénégal.

ABSTRACT
Two new species belonging to the Nippostrongylinae (Heligmosomoidea-Heligmonellidae) are described: *Neoheligmonella dielmensis* n.sp. and *Heligmonina bignonensis* n.sp. are parasites of *Arvicanthis niloticus* and *Mastomys huberti*, respectively. *N. dielmensis* n.sp. differs from the other species of the genus by its synlophe pattern at mid-body and vulval level, by the ratio between the height and the breadth of the caudal bursa and that of the length of the spicules and the length of the body. *H. bignonensis* n.sp. is characterized by rays 8 arising from the base of the dorsal ray and by the deep division of the latter. As in *H. chabaudi* (Durette-Desset, 1964), a parasite of Muridae from the Central African Republic, its female possesses a very short ovejector and a straight tail. It is distinguished by the shape of the tip of the left ridge in transverse section (sharp and not round), by the narrowness of rays 8 and by the short distance between the vulva and the anus.

KEY WORDS
Neoheligmonella dielmensis n.sp., *Heligmonina bignonensis* n.sp., Nematoda, Trichostrongylina, Nippostrongylinae, Muridae, rodents, Senegal.

INTRODUCTION

Depuis 1968, des équipes de Mammalogistes de l'Orstom étudient les Rongeurs du Sénégal. Leurs travaux ont porté principalement sur l'écologie, la systématique et la génétique de ces Mammifères (Hubert 1977 ; Poulet 1982 ; Granjon 1987 ; Duplantier 1988). Par ailleurs, Vassiliadès (1992) a réalisé l'inventaire des Vertébrés du Sénégal. Vu l'abondance du matériel helminthologique récolté lors de ces études, il nous a paru intéressant d'entreprendre l'identification de ces parasites, en particulier celle des Nématodes. Le présent travail porte sur deux nouvelles espèces de Nématodes Trichostrongles de la sous-famille des Nippostrongylinae. La première espèce, trouvée chez *Arvicanthis niloticus*, appartient au genre *Neoheligmonella* Durette-Desset, 1970 ; la seconde, trouvée chez *Mastomys erythroleucus*, au genre *Heligmonina* Baylis, 1928.
Deux autres espèces de *Neoheligmonella* ont été décrites par Durette-Desset, 1970 chez *Arvicanthis niloticus* en Éthiopie : *N. pseudospira* et *N. houini*. Cette dernière espèce a été retrouvée par N'Zobadila & Durette-Desset (1992) chez le même hôte au Mali. Par ailleurs, *Arvicanthis mordax* et *A. rufinus* font partie du spectre d'hôtes de *N. impudica* (Baylis, 1928).
Heligmonina affinis (Baylis, 1928) parasite également *Mastomys erythroleucus* au Niger et *H. chabaudi* (Desset, 1964) parasite le *Mastomys* à trente-deux chromosomes en République centrafricaine et en République du Congo.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Rongeurs ont été capturés vivants à l'aide de pièges rigides de type Manufrance, respectivement à Dielmo pour *Arvicanthis niloticus* et à Bignona, pour *Mastomys erythroleucus*. Ces deux localités sont situées dans le sud du Sénégal. Seul un *Arvicanthis* (piégé le 23 septembre 1991), sur les vingt capturés entre le 23 septembre 1991 et le 1er octobre 1991, était parasité par les Trichostrongles, soit une prévalence de 5 %. Chez les vingt-sept *Mastomys* piégés entre les 22 et 24 décembre 1991, un seul (piégé le 22 décembre 1991) a été trouvé parasité, soit une prévalence de 3,7 %. Sur les dix-sept *Mastomys* piégés entre le 18 septembre 1994 et le 1er octobre 1994, deux (capturés le 23 septembre 1994) étaient parasités, soit une prévalence de 12 %. Après autopsie des hôtes, les Vers ont été fixés à l'alcool à 70° bouillant dans lequel ils sont conservés. Lors de l'étude morphologique, les spécimens sont montés entre lame et lamelle dans du lactophénol d'Aman.
La nomenclature utilisée au-dessus du groupe famille est celle de Durette-Desset & Chabaud (1995). Le synlophe est étudié selon la méthode de Durette-Desset (1985). La nomenclature utilisée pour l'étude de la bourse caudale est celle de Durette-Desset & Chabaud (1981).
Pour le genre *Neoheligmonella*, dont la bourse caudale est subsymétrique, nous avons évalué le rapport hauteur sur largeur de la bourse caudale étalée. Par contre, pour le genre *Heligmonina* qui

possède une bourse caudale asymétrique, ce caractère n'a pas été utilisé. Pour les mensurations, le premier chiffre correspond à l'holotype ou l'allotype, les chiffres entre parenthèses aux extrêmes des paratypes mesurés. Pour *Neoheligmonella dielmensis*, dix paratypes de chaque sexe ont été mesurés. Pour *Heligmonina bignonensis*, tous les paratypes disponibles ont été mesurés.

Les spécimens-types ont été déposés soit dans les collections de Biologie animale de l'Université CH. A. Diop du Sénégal (CBA-DIL pour les vers provenant de Dielmo et CBA-BIG pour ceux provenant de Bignona), soit dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN).

SYSTÉMATIQUE

Neoheligmonella dielmensis n.sp.

MATÉRIEL-TYPE. — ♂ holotype, ♀ allotype, MNHN 391 HFa ; 16 ♂♂, 41 ♀♀ paratypes, MNHN 391 HFb ; 7 ♂♂, 6 ♀♀ paratypes CBA-DIL 242.

HÔTE. — *Arvicanthis niloticus* (Desmarest, 1822) (Muridae).

LOCALISATION. — Estomac et tiers antérieur de l'intestin grêle.

ORIGINE GÉOGRAPHIQUE. — Dielmo (Saloum, Sénégal), date de récolte : 23.IX.1991.

DESCRIPTION

Nématodes de petite taille enroulés en spirale de façon senestre le long de leur ligne ventrale, selon un à deux tours de spire chez le mâle, trois à quatre chez la femelle. Pore excréteur et deirides situés au même niveau, juste en arrière de l'anneau nerveux. Œsophage musculaire légèrement plus court que l'œsophage glandulaire (Fig. 1A).

Synlophe

(étudié en coupe transversale, chez deux mâles et trois femelles paratypes). Dans les deux sexes, corps parcouru longitudinalement par treize arêtes cuticulaires continues naissant en arrière de la vésicule céphalique (Fig. 1C, D, H, I). Chez le mâle, les arêtes disparaissent en avant de la bourse caudale, chez la femelle, les arêtes ventrales disparaissent en avant de la vulve, les dorsales en arrière de celle-ci (Fig. 1J, K). Nombre d'arêtes au milieu du corps : cinq arêtes dorsales, six ventrales et une carène moyennement développée, formée des deux arêtes gauches dont la ventrale est la plus forte. Gradient de taille décroissant pour les deux faces, de la droite vers la gauche pour la face dorsale et de la gauche vers la droite pour la face ventrale. Arête latérale droite bien développée. Pointe des arêtes dirigée de la droite vers la gauche avec un axe d'orientation incliné de 69 à 71° sur l'axe sagittal selon les spécimens (Fig. 1B, E).

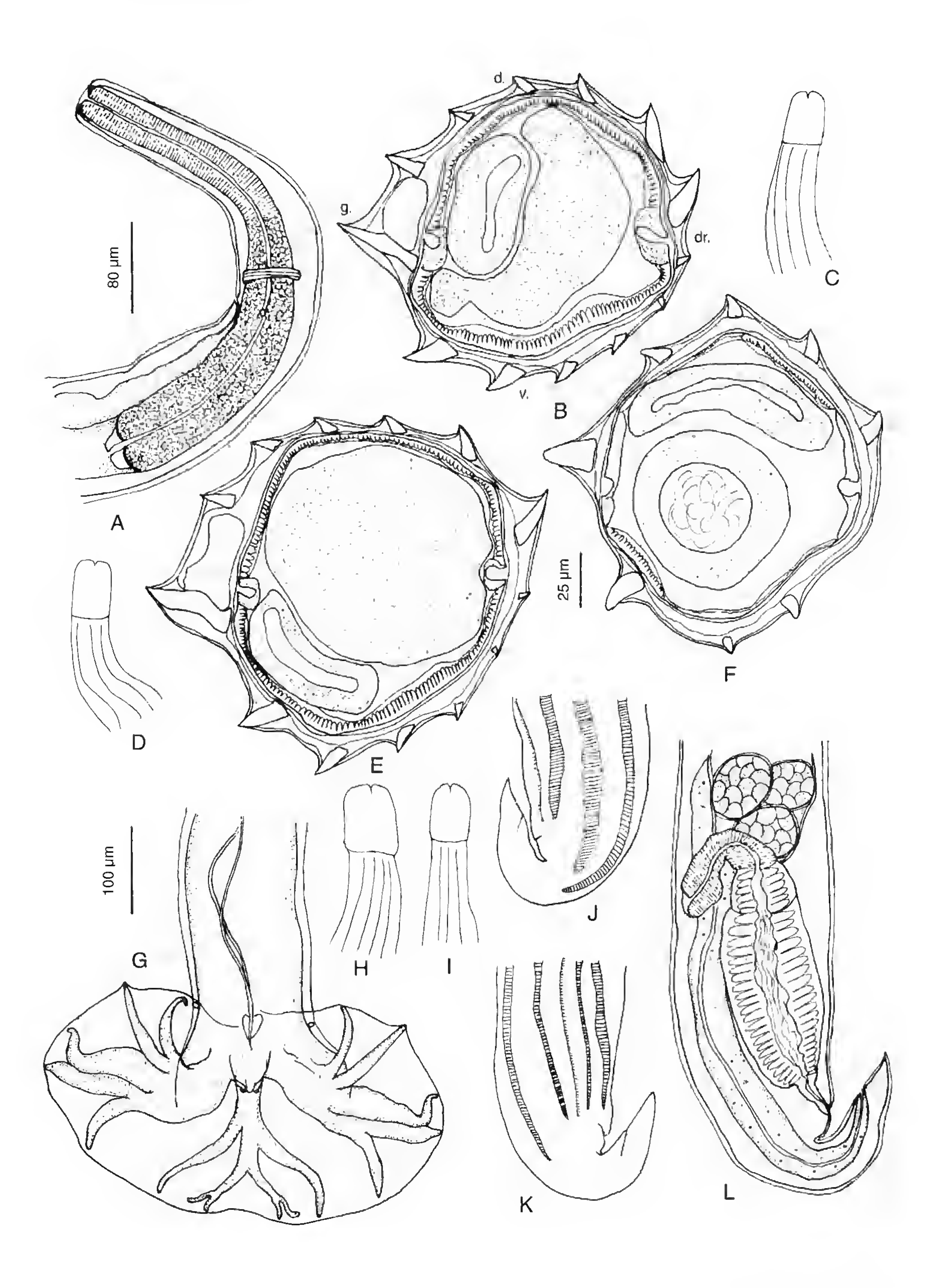
Mâle

4400 (3900-4500) µm de long sur 125 (110-130) µm de large dans sa partie moyenne. Vésicule céphalique haute de 60 (60-60) µm sur 50 (50-50) µm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 200 (190-210) µm, 290 (250-300) µm et 395 (380-395) µm de l'apex. Œsophage long de 425 (410-435) µm (Fig. 1A).

Bourse caudale subsymétrique de type 2-2-1 (Fig. 1G). Rapport hauteur sur largeur de la bourse caudale de 0,50 (0,48-0,52). Extrémités des côtes 4 coudées à angle droit vers l'avant. Côtes 6 petites et éloignées des côtes 8. Côtes 8 naissant asymétriquement dans le tiers médian de la côte dorsale, la côte 8 droite naissant la première. Dorsale divisée dans son tiers distal en deux rameaux eux-mêmes bifurqués, les rameaux externes (côtes 9) étant légèrement plus longs que les internes (côtes 10). Cône génital portant une papille zéro en forme de languette sur sa lèvre antérieure et deux petites papilles 7 sur sa lèvre postérieure. Spicules filiformes, ailés, longs de 315 (300-350) µm, glissant dans un gubernaculum long de 20 (20-30) µm sur 20 (20-20) µm de large à sa base. Chaque spicule se termine par une pointe aigüe (Fig. 1G).

Femelle

6850 (6500-8900) µm de long sur 200 (185-210) µm dans sa partie moyenne. Vésicule céphalique haute de 60 (60-60) µm sur 50


80 µm
d.
g.
dr.
v.
A
B
C
D
E
F
25 µm
100 µm
G
H
I
J
K
L

(50-50) µm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 240 (235-245) µm, 280 (260-290) µm et 290 (280-295) µm. Œsophage long de 460 (455-480) µm. Monodelphie : vulve s'ouvrant à 135 (130-150) µm de l'extrémité caudale. *Vagina vera* long de 40 (40-40) µm. Vestibule, sphincter et trompe longs respectivement de 150 (150-155) µm, 40 (40-40) µm et 90 (90-95) µm (Fig. 1L). Utérus long de 1500 (1450-1550) µm contenant 61 (45-68) œufs au stade morula, répartis sur deux rangées et hauts de 60 (60-65) µm sur 50 (50-55) µm de large. Queue de 40 (35-50) µm de long, fortement recourbée ventralement entre la vulve et l'anus.

DISCUSSION

Les parasites d'*Arvicanthis niloticus* peuvent être rangés dans le genre *Neoheligmonella* Durette-Desset, 1971 (Heligmonellidae, Nippostrongylinae) dont ils présentent les principaux caractères : synlophe avec axe d'orientation des arêtes incliné de 70 à 80° sur l'axe sagittal, arête latéro-ventrale gauche très développée, nombre d'arêtes cuticulaires compris entre 10 et 15 ; bourse caudale subsymétrique de type 2-2-1 avec un court tronc commun à la côte dorsale et aux côtes 8.

Ce genre compte treize espèces parasites pour la plupart de Muridae éthiopiens. Trois d'entre elles possèdent, comme nos spécimens, un synlophe avec une arête droite bien développée, une carène et un double gradient de taille des arêtes. Il s'agit de *N. shauenbergi* (Vaucher *et* Durette-Desset, 1983), parasite de *Phleomys cumingi* aux Philippines, *N. heimi* (Desset, 1964), parasite de *Praomys jacksoni* en République centrafricaine et *N. houini* (Durette-Desset, 1970), parasite d'*Arvicanthis niloticus* en Éthiopie.

N. shauenbergi se différencie par les caractères bursaux du mâle : côtes 2 très courtes, côtes 6 de longueur inégale, côtes 8 naissant symétriquement sur la dorsale et plus courtes que celle-ci ; la femelle possède une aile dorsale au niveau de l'ovéjecteur et sa queue n'est pas recourbée.

N. heimi se distingue par quatorze arêtes cuticulaires au lieu de treize, des côtes 2 et 3 très longues, des côtes 6 se détachant très distalement du tronc commun des côtes 4 et 5 et des côtes 8 naissant symétriquement sur la côte dorsale.

L'espèce la plus proche aussi bien par ses caractères synlophiaux que bursaux est *N. houini* (Durette-Desset, 1970) également parasite d'*Arvicanthis*. Elle se distingue des spécimens du Sénégal par son synlophe au niveau de l'ovéjecteur qui compte huit arêtes cuticulaires au lieu de onze, par des côtes 8 naissant symétriquement sur la côte dorsale et plus courtes que cette dernière et par une position plus postérieure du pore excréteur et des deirides.

N. kenyae (Yeh, 1958), parasite de *Rattus rattus kijabuis* au Kenya possède, comme nos spécimens, treize arêtes cuticulaires et une bourse caudale très proche. Le synlophe n'a pas été étudié en coupe transversale du corps. Cependant, nous ne pouvons pas l'identifier à nos spécimens car les côtes 4 et 5 sont de longueur équivalente, les côtes 8 naissent symétriquement sur la côte dorsale, presque à sa racine et la queue de la femelle n'est pas recourbée.

Nous considérons les spécimens de l'*Arvicanthis* comme nouveaux et nous proposons de les nommer *Neoheligmonella dielmensis* n.sp. en référence au lieu de capture de l'hôte.

FIG. 1. — *Neoheligmonella dielmensis* n.sp. **A**, ♂, extrémité antérieure, vue latérale gauche ; **B**, ♂, synlophe au milieu du corps ; **C**, ♂, extrémité antérieure, naissance des arêtes cuticulaires, vue latérale droite ; **D**, ♂, extrémité antérieure, naissance des arêtes cuticulaires, vue dorsale ; **E**, ♀, synlophe au milieu du corps ; **F**, ♀, synlophe pré-vulvaire ; **G**, ♂, bourse caudale, vue ventrale ; **H**, **I**, ♂, extrémité antérieure, naissance des arêtes cuticulaires, vues latérale gauche et ventrale ; **J**, **K**, ♀, extrémité postérieure, disparition des arêtes cuticulaires, vues latérale gauche et droite ; **L**, ♀, extrémité postérieure, vue latérale droite. Échelles : A, G, L, 80 µm ; B, E, F, 25 µm ; C, D, H-K, 100 µm. Toutes les coupes de corps sont orientées comme la figure 1A (**v.** = ventre ; **d.** = dos ; **g.** = gauche ; **dr.** = droite).

Heligmonina bignonensis n.sp.

MATÉRIEL-TYPE. — ♂ holotype, ♀ allotype, MNHN 341 HFa ; 5 ♂♂ et 7 ♀♀ paratypes MNHN 341 HFb.

HÔTE. — *Mastomys erythroleucus* (Temminck, 1853) (Muridae).

LOCALISATION. — Tiers antérieur de l'intestin grêle.

Origine géographique. — Bignona (Casamance, Sénégal), date de récolte : 22.XII.1991.

Autre matériel examiné. — 1 ♂, 3 ♀♀ BIG 503 ; 3 ♂♂, 4 ♀♀ BIG 507 chez 2 *Mastomys erythroleucus*, capturés à Bigogna le 23.XI.1994.

Description

Nématodes de petite taille, enroulés en spirale de façon senestre le long de leur ligne ventrale, selon un à deux tours de spire chez le mâle, trois à quatre chez la femelle. Pore excréteur et deirides situés entre l'anneau nerveux et la fin de l'œsophage. Œsophage musculaire légèrement plus long que l'œsophage glandulaire (Fig. 2A).

Synlophe

(étudié en coupe transversale chez deux mâles et trois femelles). Dans les deux sexes, corps parcouru longitudinalement par onze arêtes cuticulaires continues naissant en arrière de la vésicule céphalique (Fig. 2C-F). Elles disparaissent en avant de la bourse caudale chez le mâle (Fig. 2J) et à différents niveaux entre la vulve et l'anus chez la femelle (Fig. 2I, L). Nombre d'arêtes au milieu du corps : six arêtes dorsales, quatre arêtes ventrales et une arête gauche hypertrophiée. Cette dernière est plus développée chez le mâle que chez la femelle (Fig. 2B, H). Gradienr de taille décroissant de la droite vers la gauche pour la face dorsale et de la gauche vers la droite pour la face ventrale. Pointe des arêtes dirigée de la droite vers la gauche pour les deux faces selon un axe d'orientation incliné de 45° sur l'axe sagittal.

Mâle

2200 (1900-2400) µm de long sur 180 (170-190) µm de large dans sa partie moyenne. Vésicule céphalique haute de 50 (45-55) µm sur 45 (40-45) µm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 150 (120-175) µm, 215 (190-230) µm et 230 (200-260) µm de l'apex. Œsophage long de 300 (275-335) µm (Fig. 2A).

Bourse caudale asymétrique de type 1-3-1 avec un lobe gauche plus développé (Fig. 2J). Côte 2 gauche plus petite que la côte 2 droite. Côtes 8 grêles, naissant à la racine de la côte dorsale. Côte dorsale divisée juste en arrière de la naissance des côtes 8 en deux rameaux, eux-mêmes bifurqués à leur extrémité distale, les rameaux externes (côtes 9) étant plus long que les rameaux internes (côtes 10). Cône génital portant une papille zéro en forme de languette sur la lèvre antérieure et deux papilles 7, arrondies, sur la lèvre postérieure. Spicules filiformes, ailés, longs de 420 (405-430) µm, glissant dans un gubernaculum haut de 30 (30-35) µm sur 25 (20-25) µm de large à sa base. Chaque spicule se termine par une pointe aigüe (Fig. 2J).

Femelle

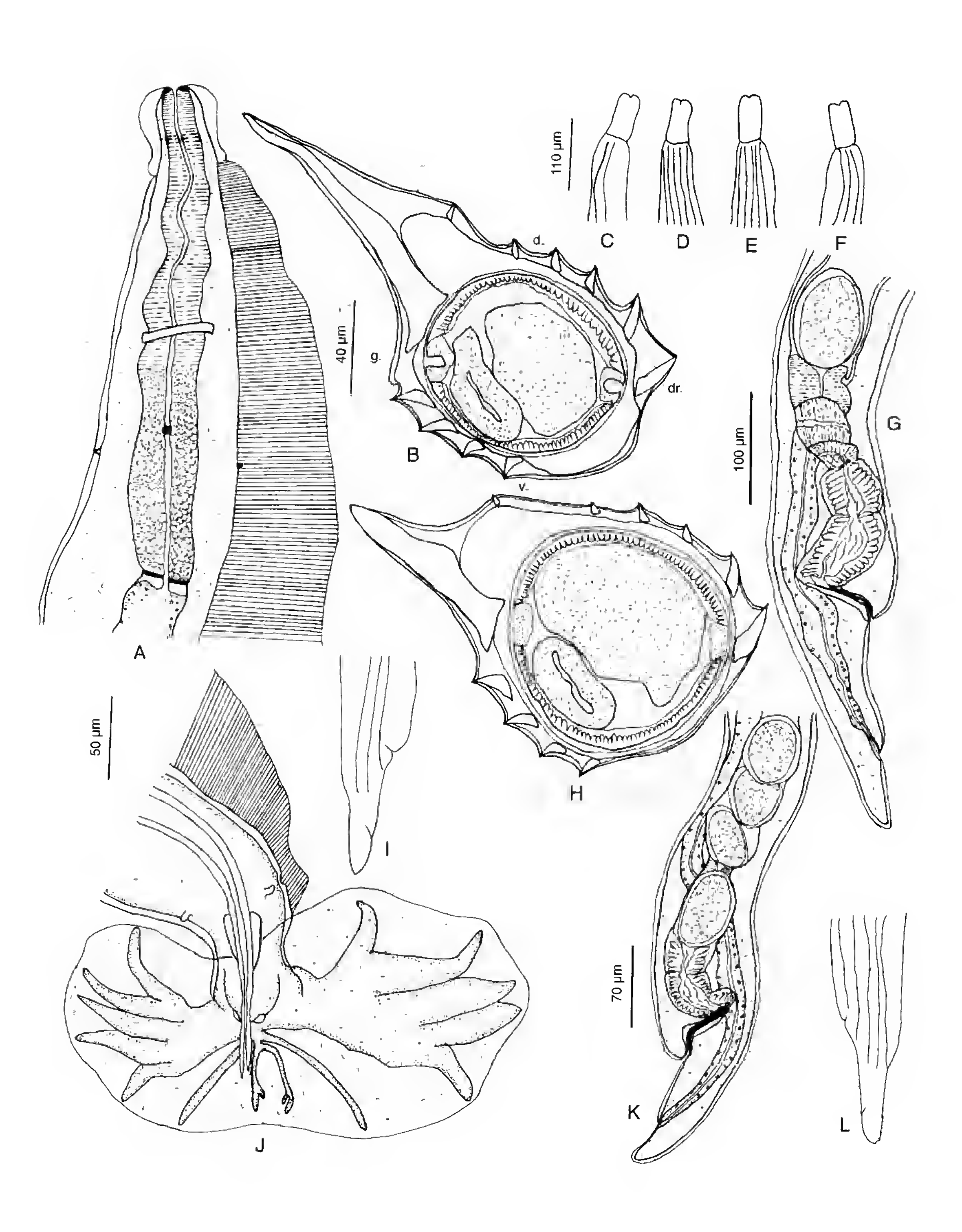
3900 (3100-3950) µm de long sur 150 (125-160) µm de large dans sa partie moyenne. Vésicule céphalique haute de 40 µm (40-50) sur 40 (40-45) µm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situées respectivement à 130 (120-140) µm, 180 (170-210) µm et 180 (275-320) µm de l'apex. Œsophage long de 295 (275-320) µm.

Monodelphie : vulve s'ouvrant à 190 (125-190) µm de l'extrémité caudale. *Vagina vera* : 70 (50-85) µm de long. Vestibule, sphincter et trompe longs respectivement de 80 (80-110) µm, 30 (30-45) µm et 70 (70-90) µm (Fig. 2G, K). Utérus long de 520 (490-530) µm contenant 10 (10-20) œufs au stade morula, hauts de 70 (70-90) µm sur 50 (40-60) µm de large. Queue arrondie à son extrémité longue de 40 (40-60) µm (Fig. 2G, K).

Discussion

Ces spécimens peuvent être rangés dans le genre *Heligmonina* Baylis, 1928 redéfini par Durette-Desset en 1971 et dont ils présentent les principaux caractères : synlophe avec arête ventrale gauche hypertrophiée et arêtes du quadrant

Fig. 2. — *Heligmonina bignonensis* n.sp. **A**, ♂, extrémité antérieure, vue ventrale ; **B**, ♂, synlophe au milieu du corps ; **C-F**, ♂, extrémité antérieure, naissance des arêtes cuticulaires, vues latérale droite, dorsale, ventrale, latérale gauche ; **G**, ♀, extrémité postérieure, vue laterale droite ; **H**, ♀, synlophe au milieu du corps ; **I**, ♀, extrémité postérieure, disparition des arêtes cuticulaires, vue latérale droite ; **J**, ♂, bourse caudale, vue ventrale ; **K**, ♀, extrémité postérieure, vue latérale gauche ; **L**, ♀, extrémité postérieure, disparition des arêtes cuticulaires, vue latérale gauche. Échelles : A, J, 50 µm ; B, H, 40 µm ; C-F, G, L, 110 µm; G, 100 µm ; K, 70 µm. Toutes les coupes de corps sont orientées comme la figure 2B (**v.** = ventre ; **d.** = dos ; **g.** = gauche ; **dr.** = droite).


110 µm
C
D
E
F
d.
40 µm
g.
dr.
B
v.
100 µm
G
A
H
50 µm
I
70 µm
K
L
J

ventral droit souvent absentes ; bourse caudale asymétrique avec lobe gauche plus développé, de type 1-3-1 ou avec des côtes disposées en éventail ; côtes 8 naissant à la racine de la côte dorsale ; côte dorsale divisée dans sa moitié proximale.

À notre connaissance, seize espèces, parasites pour la plupart de Muridae éthiopiens, ont été décrites dans ce genre. Nos spécimens se différencient de toutes les autres espèces par la division très profonde de la côte dorsale, juste en arrière de la naissance des côtes 8. Cependant, trois espèces se rapprochent de nos spécimens par leurs caractères bursaux (bourse caudale du type 1-3-1 pour les deux lobes) et synlophaux (chez le mâle au milieu du corps, arête ventrale gauche plus longue que le diamètre du corps limité par l'hypoderme et présence de quatre arêtes ventrales gauches) : (1) *H. possompesi* (Durette-Desset, 1966) parasite de *Mus* (*Leggada*) *minutoides*, se distingue par une arête ventrale droite dirigée dorsalement et non ventralement, des côtes 8 très épaisses, une asymétrie moins marquée de la bourse caudale et une queue femelle fortement recourbée ventralement ; (2) *H. dupuisi* (Desset, 1964), parasite de *Praomys jacksoni* en République centrafricaine, possède cinq arêtes ventrales gauches chez la femelle, une côte dorsale asymétrique et une côte 2 gauche aussi développée que la côte 3 adjacente ; (3) *H. chabaudi* (Desset, 1964), parasite de *Mastomys* à trente-deux chromosomes, de République centrafricaine et de République du Congo [= très probablement *M. natalensis* (Smith, 1834) sous réserve de confirmation par analyse chromosomique approfondie] et de *Lemniscomys striatus* en République centrafricaine. Il s'agit de l'espèce la plus proche avec une queue femelle non recourbée et un ovéjecteur très court. Elle se distingue des spécimens sénégalais par une arête gauche arrondie à son extrémité, par des côtes 8 épaisses et par une distance séparant la vulve de l'anus trois fois plus longue que la queue elle-même (contre deux chez les parasites du Sénégal).

Nous considérons donc les spécimens du Sénégal comme appartenant à une nouvelle espèce, que nous nommons *Heligmonina bignonensis* n.sp. en référence au lieu de capture de l'hôte.

Remerciements

Les auteurs remercient le Dr G. Vassiliadès de l'ISRA - Productions animales de Dakar et le Dr J. M. Duplantier de l'Orstom pour leur aide et leurs conseils lors de la réalisation de ce travail. Ils remercient également le Dr L. Granjon du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Laboratoire de Zoologie, Mammifères et Oiseaux) pour les renseignements concernant la nomenclature des hôtes. Ce travail a été financé et réalisé dans le cadre du Programme « Eau, Santé et Développement » de l'Orstom.

RÉFÉRENCES

Baylis H. A. 1928. — On a collection of nematodes from Nigerian mammals (chiefly rodents). *Parasitology* 20: 284-295.

Duplantier J. M. 1988. — *Biologie évolutive de populations du genre* Mastomys *(Rongeur, Muridé) au Sénégal*. Thèse de Doctorat d'État, USTL Montpellier, 203 p.

Desset M.-C. 1964. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Héligmosomes. Étude de cinq espèces parasites de Rongeurs de La Maboké. *Cahiers de La Maboké* 2 : 39-78.

Durette-Desset M.-C. 1966. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Héligmosomes II ; - Étude de cinq *Longistriata* parasites de Rongeurs africains. *Cahiers de La Maboké* 4 : 120-140.

— 1970. — Les systèmes d'arêtes cuticulaires chez les Nématodes Héligmosomes. Cinq nouvelles espèces parasites de Rongeurs africains. *Cahiers de La Maboké* 8 : 125-137.

— 1971. — Essai de classification des Nématodes Heligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelle*, Série A, Zoologie 69 : 1-126.

— 1985. — Trichostrongyloid nematodes and their vertebrate hosts: Reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. *Advances in Parasitology* 24: 239-306.

Durette-Desset M.-C. & Chabaud A. G. 1981. — Nouvel essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 56 : 297-372.

— 1995. — Note sur la nomenclature supra-familiale des Strongylida. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 68 : 111-112.

Granjon L. 1987. — *Évolution allopatrique chez les Muridés : Mécanismes éco-éthologiques liés au syndrome d'insularité chez* Mastomys *et* Rattus. Thèse de Doctorat, USTL Montpellier, 163 p.

Hubert B. 1977. — Écologie des populations de Rongeurs de Bandia (Sénégal) en zone sahélo-

soudanienne. *Revue d'Écologie* (Terre et Vie) 31 : 33-100.

N'Zobadila G. & Durette-Desset M.-C. 1992. — Cycle biologique de *Neoheligmonella pseudospira* (Nematoda : Nippostrongylinae) parasite d'un Muridé africain. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 67 : 116-125.

Poulet A. 1982. — *Pullulation de Rongeurs dans le Sahel : mécanismes et déterminisme du cycle d'abondance de* Taterillus pygargus *et d'*Arvicanthis niloticus *(Rongeurs-Gerbillidés et Muridés) dans le Sahel du Sénégal de 1975 à 1977*. Éditions Orstom, Paris, 367 p.

Vassiliadès G. 1992. — Inventaire des helminthes des Vertébrés du Sénégal. *Revue Sénégalaise des Recherches Agricoles et Halieutiques* 4 : 72-83.

Vaucher C. & Durette-Desset M.-C. 1983. — *Neoheligmonella schauenbergi* n. sp. (Nematoda : Trichostrongyloidea), parasite du Rat de Cuming *Phlœomys cumingi* Watherhouse. *Revue Suisse de Zoologie* 90 : 935-938.

Yeh L. S. 1958. — On a new bursate nematode, *Longistriata kenyae* sp. nov. from the house rat, *Rattus rattus kijabius* in Kenya and the erection of a new genus *Longistrioides*. *Journal of Helminthology* 32: 89-92.

Soumis pour publication le 3 octobre 1996 ;
accepté le 28 novembre 1996.

Taxonomic revision of the Indo-Pacific *Vasticardium flavum* species group (Bivalvia, Cardiidae)

Jacques VIDAL
Attaché au Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie,
Muséum national d'Histoire naturelle,
55 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

ABSTRACT
The group of *Vasticardium flavum* (Trachycardiinae) includes four species of medium size, with a slightly elongate or rounded shell of circa thirty ribs, and a characteristic sculpture: rounded ribs elaborately ornamented with transverse ridges. The identity of *Cardium flavum*, until now rather enigmatic, is revised based on Linné's descriptions and the designation of a lectotype. Three subspecies of *V. flavum* are recognized: the nominal subspecies (Carolines to eastern Indonesia and the Solomons), *V. flavum subrugosum* (India to the Philippines, China, South Japan) and *V. flavum dupuchense* (north-western Australia). *Vasticardium pectiniforme* (Born, 1780), better known as *V. rugosum* (Lamarck, 1819) and often erroneously considered a synonym of *V. flavum*, is the most common and widespread trachycardiine in the Indo-Pacific. Two additional species have restricted ranges in Australia: *Vasticardium vertebratum* (Jonas, 1845) [= *V. reeveanum* (Dunker, 1852)], and *Vasticardium ornatum* (Sowerby, 1877) [= *V. fultoni* (Sowerby, 1916)].

KEY WORDS
Mollusca,
Bivalvia,
Trachycardiinae,
Vasticardium,
Indo-Pacific.

RÉSUMÉ
Le groupe de *Vasticardium flavum* (Trachycardiinae) comprend quatre espèces de taille moyenne, avec une coquille légèrement allongée ou arrondie, d'une trentaine de côtes et une sculpture caractéristique : côtes arrondies fortement ornées de barres transversales. L'identité de *Cardium flavum*, restée jusqu'ici plutôt énigmatique, est révisée grâce aux descriptions de Linné et à la désignation d'un lectotype. Trois sous-espèces de *V. flavum* sont reconnues : la sous-espèce nominale (des Carolines à l'Indonésie orientale et les îles Salomons), *V. flavum subrugosum* (de l'Inde aux Philippines, Chine et sud du Japon), et *V. flavum dupuchense* (Australie du nord-ouest). *Vasticardium pectiniforme* (Born, 1780), plus connue sous le nom de *V. rugosum* (Lamarck, 1819) et souvent considérée à tort comme synonyme de *V. flavum*, est le plus commun et le plus répandu des Trachycardiinae de l'Indo-Pacifique. Deux autres espèces ont des répartitions limitées en Australie: *Vasticardium vertebratum* (Jonas, 1845) [= *V. reeveanum* (Dunker, 1852)], et *Vasticardium ornatum* (Sowerby, 1877) [= *V. fultoni* Sowerby, 1916].

MOTS CLÉS
mollusques,
bivalves,
Trachycardiinae,
Vasticardium,
Indo-Pacifique.

INTRODUCTION

Cardium flavum and *C. rugosum* are among the names most frequently used in the literature on Indo-Pacific Cardiidae. Considered together, they constituted the absolute record in Fischer-Piette's chresonymy (1977), with more than one hundred usages in the literature. Both names are practically always used to designate the same species of Trachycardiinae, one of the most common in the littoral zones of these two oceans. About half the authors use the name *Cardium flavum* Linné, 1758. The others think that this name is enigmatic, and use the name *Cardium rugosum* Lamarck, 1819, which is defined without ambiguity. Nevertheless, as far as I know, no author since 1819 has expressed the view that *C. flavum* could be anything but *C. rugosum*.

The main aim of this paper is to show that Linné's description of *C. flavum* does not fit *C. rugosum* and that type material exists that stabilizes the name *C. flavum* without ambiguity. There are in fact two easily separable species, *C. flavum* and *C. rugosum*, which have consistently been confused for more than 170 years. There are three contributing factors. First, the two species are similar in size, shape, number of ribs and, as far as rib morphology is concerned, only a detailed observation can separate them. Second, they are very widely sympatric. A third reason could be that the confusion was initially made by two leading malacologists in the beginning of the nineteenth century, Lamarck (1819) and Sowerby (1841).

The majority of authors immediately subsequent to Linné correctly identified *C. flavum* Linné, following Schröter who gave good description and figures (1784: pl. 7, fig. 11a, b; 1786: 43; figured specimen still present in ZUMC, Spengler collection, here Fig. 2A). This accurate identification could have survived but Lamarck (1819: 10) introduced a new species, *Cardium rugosum*, with the comment "an *Cardium flavum* Linné?". This erroneous assumption was also made by Sowerby who mentions (1841b: No. 58): "*C. rugosum* yellow var.= *C. flavum* Linn?". Following these two authoritative opinions, *C. flavum* has mainly been interpreted as being the same as *C. rugosum* Lamarck, and named either *flavum* or *rugosum*.

The few authors who dealt with the identification of Linné's bivalves (mainly Hanley 1855 and Dodge 1952) were not very thorough in their investigations. None examined the Reginae Ulricae collection (now in Uppsala, Sweden). Dodge (1952: 62) stated about *C. flavum*: "There is no internal evidence of its identity" [= no specimen, no synonymy, no locality], and dismissed Linné's description which was short (but mentionned at least three characters never present together in any other Cardiidae, see below).

MATERIAL, METHODS AND TEXT CONVENTIONS

The material used for this paper comes from the following museums:

AMS	Australian Museum, Sydney
ANSP	Academy of Natural Sciences, Philadelphia
BISHOP	Bernice P. Bishop Museum, Honolulu
BMNH	The National History Museum, London
IRSNB	Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brussels
LACM	Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles
MHNG	Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, Geneva
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
NHMW	Naturhistorisches Museum, Vienna
NMW	National Museum of Wales, Cardiff
QM	Queensland Museum, Brisbane
USNM	National Museum of Natural History, Washington DC
WAM	Western Australian Museum, Perth
ZMA	Zoölogisch Museum, Amsterdam
ZMUC	Zoologisk Museum, Copenhagen

Museum investigations include also the examination of Linné's private collection held by the Linnean Society, London, and of syntypes of *Cardium flavum* Linné from the Louisa Ulricae collection in the Zoological Museum, Uppsala University, Sweden.

For convenience, the shells are divided externally into four radial "quarters":

AQ	Anterior Quarter
MAQ	Medio-Anterior Quarter
MPQ	Medio-Posterior Quarter
PQ	Posterior Quarter

In the description of the shells particular attention was devoted to rib morphology (profile and ornamentation of the ribs), by taking into account these elements in the first formed parts of the shell (juvenile or umbonal part) and the variations towards the latest formed parts (adult parts).

The ribs are described as follows with regard to their ornamentation:

Single-ridged. Presence of "vertical" or oblique ridges, more or less tubercular, only on the posterior flank of the rib; top and anterior flank smooth (not illustrated here).
Double-ridged. Ridges or tubercles on both flanks; top smooth (Figs 1B, 2D).
Full-ridged. The flank ridges join from one side to the other and develop also across the top zone; this typically happens in ribs that are more or less rounded in section and the ridges form successive portions of circles (Fig. 2E-G). Sometimes not all the lateral ridges reach the top; sometimes the lateral ridges are irregularly connected by obliquely oriented top ridges. In both cases the ribs are called *irregularly full-ridged* (Fig. 2G).
Top-ridged. In ribs that are low and flat, the lateral ridges are little developed, and the rib appears to be ridged only on the top (Fig. 1D, on left).
Crush-ridged. Sometimes some or many ridges widen in the top zone, taking a triangular shape, with apex towards the ventral margin, appearing to be "crushed" (Fig. 2H).

SYSTEMATICS

Family Cardiidae Lamarck, 1809
Subfamily Trachycardiinae Stewart, 1930

Genus *Vasticardium* Iredale, 1927

Type species. — *Cardium elongatum* Bruguière, 1789; Original Designation (Iredale 1927: 75).

Diagnosis

Shell medium to large (maximum height ranging from 37 to 140 mm according to species); ovoid and symmetrical to asymmetrical and posteriorly-expanded, obliquely or not, "winged" or truncated; often appreciably elongated and inflated. Hinge line moderately angled (average angle about 130°). Cardinal teeth in right valve separated or merely touching at their base and never connected by a high and narrow dorsal saddle. Rib number small to medium (22-45, exceptionally 50). Ribs enlarge quickly in juvenile median and anterior parts, becoming square-sided and fully ornamented, directly following small, smooth, postmetamorphic very early shell. In PQ, ribs always high and square-sided in juvenile shells, always simple rather than divided into two parts; top scales or nodules always arranged in a single row along the apex of these ribs. In other quarters of adult shells, ribs generally high, often squared and overhanging interstices, rarely triangular, often bearing scales or tubercles with crenulated margins in MPQ, cross-bars in anterior half. Interstices rather deep and wide, with a flat bottom, smooth or finely striated independently from flanks of ribs, never notched.

Remark

Four generic names have been utilized for the Indo-West Pacific Trachycardiinae: *Trachycardium* Mörch, 1853, *Acrosterigma* Dall, 1900, *Vasticardium* Iredale, 1927 and *Regozara* Iredale, 1936. *Regozara* should be considered as a synonym of *Vasticardium* (see Wilson & Stevenson 1977: 76). For the time being it is difficult to choose among the other three names because this subfamily certainly needs generic revision, particularly in the Indo-Pacific where a lot of valid species remain not covered in recent monographs. It is not beyond the scope of this paper to reevaluate the supraspecific taxonomy and *Vasticardium* is used provisionally.

THE GROUP OF *Vasticardium flavum* (Linné, 1758)

This group is characterized by shells medium-sized (maximum height varying from 37 to 86 mm according to the species), often symmetrical but with anterodorsal margin always more raised than posterior, sometimes more or less

expanded backwards and asymmetrical, with ribs curved backwards in projection, but very rarely markedly truncated in the posterior margin. Rarely appreciably elongated: mean L/H = 0.91 (range 0.80-0.99). Moderately and rather variably depressed; mean W/L = 0.73 (range 0.63-0.95). Hinge generally at an angle with main axis of shell, moderately angled (angle between main cardinal and laterals range 125-135°). External colours generally light, internally white to purple. Ventral margin coloured only in one species (*V. vertebratum*). Rib number small to medium, range 22-35.

JUVENILE RIB MORPHOLOGY

Rib morphology is the same in juvenile specimens of all the forms of group, except *V. ornatum* (see below).

PQ. Ribs high, roughly square-sided (Fig. 2C). Flattened top zone ornamented with large, slightly twisted regularly set transverse scales, occupying almost all width of rib. Anterior margin of rib top bears numerous smaller bent scales (three or four in number between each large top scale), more or less joined together, forming a sharp, festooned edge, a little overhanging interstice. Posterior flank of rib finely, vertically ridged. [In *V. ornatum,* secondary ornamentation of ribs (small scales and ridges) absent]. Interstices, as wide as ribs, flat-bottomed and always finely but decidedly striated.

Other parts of shells. MPQ, MAQ, AQ: ribs high with upper part of flank having, on both sides, a succession of regularly disposed swellings which touch more or less together on rib tops, and overhang a little interstices which are flat, a little narrower than ribs, and concentrically striated.

ADULT RIB MORPHOLOGY

PQ. Rib morphology is similar to this of juveniles (Fig. 4F), except in *flavum* (Fig. 2B) where they are lower, progressively losing their edge ornamentation and relief, progressively separated into two parts by a thin longitudinal furrow; large top scales become smaller and limited to posterior half, and eventually disappear.

Other parts of shells. MPQ, MAQ, AQ: both rib profile and ornamentation are variable among species, populations, or growth stages in an individual. Rib profile changes, becoming more or less rounded, symmetrically or not, with lower part a little narrower (characteristic basal constriction: Fig. 4E); then becoming more or less symmetrically triangular with a rounded top zone and progressively lowering, loosing their basal constriction and, eventually, becoming flatly rounded, then hardly marked. Interstices remain generally flat, about as wide as ribs, markedly striated except sometimes in fully adult parts. Ornamentation generally changes when profile changes, with various possible sorts of ridging as defined above. *V. vertebratum* and *V. ornatum* (Fig. 5F, G) have a more elaborate rib morphology, with additional phenomena of flank constriction and division of flank ridging, only rarely and imperfectly observed in *V. flavum* and *V. pectiniforme.*

THE STATUS OF THE NAMES *Cardium flavum* AND *Cardium rugosum*

Cardium flavum Linné, 1758

LINNÉ'S ORIGINAL DESCRIPTION

"*C. testa subovata sulcata: latere anteriore scabro, posteriore dentato. Testa subovata, flava, latere anteriore alba. Sulci crenati nodulis in latere posteriore; margo non rubens.*"

[*C.* shell subovate ribbed: posterior (for Linné *posterior* = anterior and *anterior* = posterior) side rough, anterior toothed. Shell subovate, yellow, posterior side white. Ribs ornamented with small nodes on anterior side; margin not red.]

Linné (1764) added: "*Margines subserrati: exteriore dentato, non rubro. Color intus albus, fundo interdum rufescente. Rima hians, nymphis nudis. Anus impressus, oblongus, clausus.*"

[Margin subserrated: exterior toothed, not red. Internal colour white, sometimes turning russet in the bottom. Posterior dorsal margin gaping, nymph nude. Lunule impressed, oblong, closed.]

TYPE MATERIAL (Table 1)

Authors appear to have restricted the search of a type specimen to Linné's personal collection, now in the Linnean Society in London, and have neglegted to search in the Museum Ulricae collection, now in Uppsala. A contributing factor

TABLE 1. — Characters of *V. rugosum* and *V. subrugosum* compared with Linné's description of *C. flavum*.

Linné's description of *C. flavum*	***V. rugosum* = *V. pectiniforme***	***V. subrugosum* = *V. flavum***
Testa subovata sulcata; sulci crenati nodulis in latere posteriore; margo non rubens (1758). Shell subovoid ribbed; ribs with nodular ridges anteriorly; margin [internal ?] not red.	**Fits**	**Fits**
Margines subserrati; exteriore [emended in *posteriore* as in 1767] *dentato, non rubro* (1764). [Posterior?] margins subserrated; anterior dentate, not red.	**Fits**	**Fits**
Rima hians (1764). [Posterior] slit gaping.	**Can fit**: slit below ligament variable; shell slightly gaping.	**Can fit**: slit below ligament variable; shell slightly gaping.
Latere anteriore scabro (1758). Posterior side rough.	**Could fit**: but "scaly" (= *squamoso* used by Lamarck) would have fitted better.	**Fits better**: ornaments often degenerate, but the PQ remains always "rough".
Anus impressus, oblongus, clausus (1764). Lunule impressed, oblong, closed.	**Could fit**: but lunule generally narrow to non existent, never markedly impressed.	**Fits perfectly**: lunule wider, oblong, more or less deeply hollowed.
Testa flava (1758). Shell yellow.	**Does not fit**: very exceptionally yellowish stains. Lamarck writes "*albida immaculata*" (immaculate white).	**Fits**: often nicely lemon-yellow coloured.
Latere anteriore alba (1758). Posterior side white.	**Does not fit with above**: posterior same colour as the rest.	**Fits**: all shells, even the coloured ones, white posteriorly.
Color intus albus, fundo interdum rufescente (1764). Internal colour white, sometimes turning russet in the bottom.	**Does not fit**: interior always entirely white.	**Fits**: interior almost always more or less partially coloured mainly in the bottom.

(see Dodge 1952: 16, 17) is that the specimens of this collection were never labelled by Linné, identification and labelling being made by Swartz, after 1789. However Linné (1758: 680) states that *C. flavum* is in MLU [Museum Louisae Ulricae], which is confirmed by the published description of that collection (1764: 490). So, it is extremely probable that no specimen ever existed in Linné's personal collection (Dodge 1952: 62) and that, if any specimen still remains, it is likely to be searched in the Ulricae collection. There are two specimens labelled *C. flavum* in that collection. But the presence of this label, not placed by Linné, is not sufficient for these specimens to be granted the qualification of types. It is necessary they fit Linné's description. It is why an "exegesis" of the descriptive data left by Linné has been considered as necessary. Table 1 compares these data with the characters of *C. rugosum* and those of *C. subrugosum* Sowerby, 1838. This comparison shows that at least three characters of *C. flavum* are incompatible with *C. rugosum*, but are shared by *C. subrugosum*. Additionally, one of the two specimens labelled *C. flavum* in Uppsala fits the descriptions perfectly and must be considered as a type with certitude. [It is not the case of the other which is a small specimen of *Vasticardium*

assimile (Reeve, 1845)]. The condition of the first specimen thus conforms to that recommended by Dodge (1952: 17):

"If a given description unequivocally and exclusively agrees with a specimen in the collection now in Upsala, it can be safely identified as the species described. If, further, this description in the Museum Ulricae refers specifically to a listing in the tenth edition of the 'Systema', we can be sure that the specimen is, in fact, the type of the 'Systema' species."

Lectotype designation

The first specimen above cited (Fig. 1A) is here selected as lectotype of *Cardium flavum*. It is kept in the Uppsala University Zoological Museum, Linnésamlingen nr. 411; no locality; dimensions: 55.0 × 47.2 × 36.0 mm, with thirty-two ribs.

Remark

In Linné's personal collection, in London, a shell labelled *C. flavum*, is referenced under No. 68 in the Linnean Society list. A manuscript note (by Hanley?) says: "Hanley has isolated one complete, unmarked specimen [Linné used to 'mark' his specimens inside with a number]. He says however that Linnaeus did not himself possess the type". This shell is a specimen of *V. rugosum*, in rather fair state of preservation, dimensions 43.6 × 37.5 × 29.7 mm, with thirty ribs, uniform, washed out, beige external colour, internal colour whitish, with a practically non-existent lunule. It does not fit Linné's descriptions at all and certainly belongs to the numerous specimens added to the collection by post-Linnean examiners (see Dodge 1952: 8).

Cardium rugosum Lamarck, 1819

Lamarck's original description

"23. Bucarde ridé. *Cardium rugosum*.[Ridged cockle].
C. testa ovato-rotundata, inaequilatera, albida, immaculata; costis rotundatis, transverse rugosis: lateris antici squamoso scabris."
[Shell roundly-ovate, inequilateral, white, immaculate; ribs rotund, transversally ridged: posterior side roughly scaly].
"*An Cardium flavum.* Lin.?
Schroet. einl. in Conch. 2. t. 7. f. 11. a. b.
Card. magnum. Chemn. Conch. 6. p. 196. t. 19. f. 191.
Seba. Mus. 3. t. 86. f. 7.
Encyclop. pl. 297. f. 2.
[2] *Var. testa minore, subaequilatera.*
Habite l'Océan Indien. Mon cabinet. Espèce tranchée, très-distincte. La coquille est blanche, quelquefois teintée de fauve ou d'un roux ferrugineux. Ses côtes, au nombre de 28 à 32, sont arrondies, un peu arquées, sillonnées et comme ridées transversalement. Largeur 69 millimètres. Le *Cardium regulare*, Brug. Dict. n°. 24, n'est qu'une variété de cette espèce. Elle n'est pas réellement équilatérale ; on la dit d'Amérique."

Type material

Lamarck refers to four illustrations in the literature, and to shells from his own collection:

1. Schrötet (1784: pl. 7, fig. 11a, b). This shell, from Nicobar, later identified by Schröter himself (1786: 43) as *C. flavum* is in ZMUC (here Fig. 2A); dimensions 60.6 × 46.4 × 46.7 mm, with twenty-six ribs. It is identifiable as *V. flavum subrugosum*.

2. *Cardium magnum* – Chemnitz (1782: 196, pl. 19, fig. 191). This shell (Fig. 3D) is also in ZMUC; dimensions 71.1 × 60.4 × 41.5 mm, with thirty-two ribs. It is a weakly coloured form of *V. angulatum* (Lamarck) (see Vidal 1991).

3. Seba (1758: pl. 86, fig. 7). Its whereabouts are unknown and the identification is doubtful.

4. Encyclopédie méthodique, Lamarck (1816: pl. 297, fig. 2). The illustrated shell could be in Geneva (see below).

5. Lamarck's collection, three lots of *C. rugosum*:
– two shells in MNHN, about 35 mm high, hand labelled by Lamarck as "*individus jeunes*" (young individuals);
– one lot in MHNG (1085-55) of two large shells; one (Fig. 4C) possibly the 69 mm specimen cited by Lamarck, and one 74.5 × 72 × 51 mm, possibly figured with a reduced scale in Lamarck (1816: pl. 297, fig. 2).
– one lot in MHNG (1085-56) of three specimens, H = respectively 48, 39, 20 mm, corresponds to "[2] *Var. testa minore, subaequilatera*".

Lectotype designation

Cardium rugosum is based on ten **syntypes**, belonging to three different species and it is necessary to select a **lectotype**. I select as lectotype of *Cardium rugosum* Lamarck the shell in Geneva cited by Lamarck, in the lot 1085-55: H = 73, L = 70, W = 50 mm (Fig. 4C).

VALID SPECIES AND SUBSPECIES OF THE *Vasticardium flavum* GROUP

Vasticardium flavum s. l. (Linné, 1758)

Cardium flavum Linné, 1758: 680. – Schröter 1784: pl. 7, fig. 11a, b; 1786: 43. – Bruguière 1789: 232. – Spengler 1799: 22, pl. 1, fig. 2a, b. – Römer 1869: 56 [description only, not figures]. – Hidalgo 1903: 335.

Cardium fucatum Spengler, 1799: 30.

Cardium subrugosum Sowerby, 1838: fig. 34; 1840: fig. 71; 1841a: 108.

Cardium gratiosum Deshayes, 1854: 331.

Cardium tumidum Deshayes, 1854: 331.

Cardium dupuchense Reeve, 1845: Sp. 67.

Regozara flava – Habe & Kosuge 1966a: 154, pl. 59, fig. 7.

Vasticardium (*Regozara*) *flavum* – Habe 1967: pl. 55, fig. 3.

Trachycardium flavum – Springsteen & Leobrera 1986: fig. 12.

Not *Cardium flavum* – Born 1780: 47, fig. 8. [= *C. crassum* Gmelin, 1791]. – Chemnitz 1782: 86, pl. 17, fig. 178 [= *C. muricatum* Linné, 1758]. – Römer 1869: the figures [pl. 5, fig. 10 = *C. pectiniforme* Born; pl. 7, figs 7, 8 = *C. angulatum* Lamarck, 1819].

Not *Cardium* (*Trachycardium*) *flavum* – Abrard 1942: 25, pl. 3, fig. 1 [= *Trachycardium luteomarginatum* Voskuil *et* Onverwagt, 1991].

Not *Acrosterigma flava* – Coleman 1975: 15, fig. 11 [= *C. vertebratum* Jonas, 1844].

Not *Trachycardium flavum* – Sharabati 1984: pl. 47, fig. 3a, c [= *Trachycardium luteomarginatum* Voskuil *et* Onverwagt, 1991]. – Oliver 1992: 125, pl. 23, fig. 6a, b [= *C. pectiniforme* Born, 1780].

Distribution and subspecies. — *V. flavum* has a narrower distribution in the tropical zone than *V. pectiniforme*. In the Indian Ocean it seems to be limited to the north-east part. In the Pacific it ranges to western Carolines and the Solomons, but is absent south-east of these islands.
V. flavum is rather constant in dimensions, shape, characters of lunule and hinge. Three subspecies are recognized based on differences in colour, number of ribs and above all rib morphology: *flavum s.s.*, *subrugosum* and *dupuchense*.

Diagnosis

Shell generally 40 to 60 mm high when adult (maximum observed = 72.4 mm); average L/H = 0.90 (range 0.80-0.96); average W/L = 0.75 (range 0.66-0.84). Lunule variable, but generally well developed, mainly in the right valve, oblong and hollowed, sometimes very deeply. Shell covered by a uniformly light brown thin periostracum without (or very exceptionally with) black spots, covering all shell, thicker in MPQ than in other quarters. External shell colour, without periostracum, is entirely white to partially yellow to purple, continuous and not in shape of irregular, discontinuous, more or less concentric splashes. Posterior zone AQ almost always entirely white. Interior partially to entirely yellow to dark purple, rarely entirely white. Rib number variable according to subspecies, range 22-34.

Adult rib morphology

PQ. Ribs become lower, progressively less ornamented, and generally divided into two parts often becoming very flat, smoothed and hardly identifiable. Sometimes anterior half of rib lowers more than posterior half which can remain relatively high and keep more or less its ornaments, the surface remaining always "rough".
Other parts of shell. MPQ, MAQ, AQ: profile and ornamentation of ribs vary according to subspecies (see details in each subspecies description). Schematically: ribs high, subrounded to subtriangular and well ornamented in *subrugosum* and *dupuchense* subspecies; ribs low, flattened, ornaments disappearing in nominal subspecies.

Vasticardium flavum flavum (Linné, 1758)
(Figs 1, 4A)

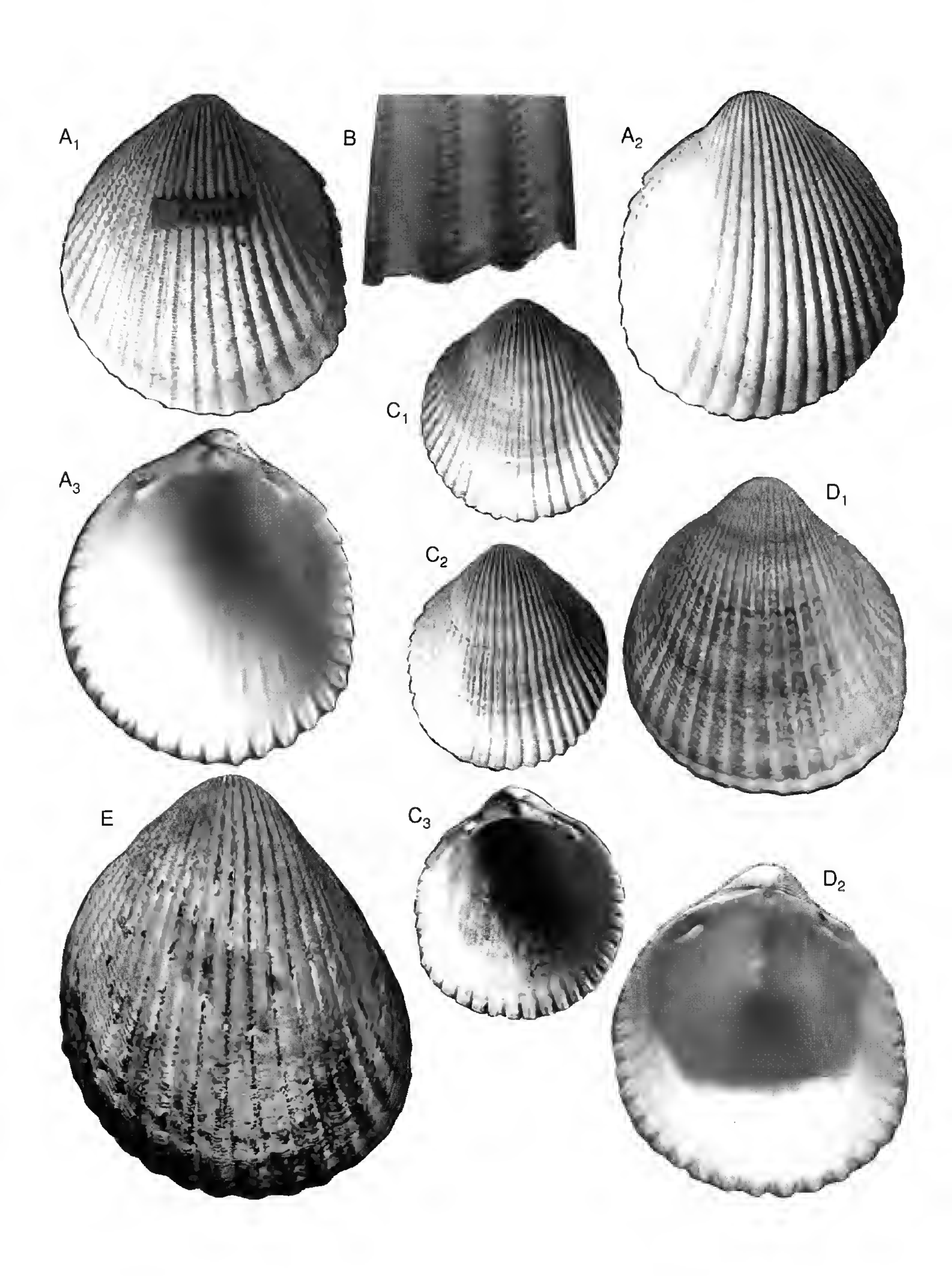
Cardium flavum Linné, 1758: 680, No. 71.

Cardium fucatum Spengler, 1799: 30.

Cardium gratiosum Deshayes, 1854: 331.

Cardium tumidum Deshayes, 1854: 331.

Types species. — *Cardium flavum*: lectotype here selected, Uppsala University Zoological Museum, Linnésamlingen nr. 411 (see above).
Cardium fucatum: holotype in ZMUC, a shell labelled "Guinea" (= probably New Guinea), 38.4 × 33.7 × 27.2 mm, 32 ribs (Fig. 1C).


A1
B
A2
C1
A3
D1
C2
E
C3
D2

Cardium gratiosum: three syntypes in BMNH from Moluccas, not catalogued: 66.5 × 55.8 × 50.0 mm, with 30 ribs; 64.7 × 52.0 × 40.6 mm, with 32 ribs; 55.0 × 45.6 × 37.3 mm, with 29 ribs (Fig.1D).
Cardium tumidum: two syntypes in BMNH from Moluccas, not catalogued, 72.4 × 58.0 × 52.0 mm, with 28 ribs (Fig. 1E); 65.0 × 57.5 × 43.5 mm, with 30 ribs (Fig. 4A).

MATERIAL EXAMINED. — The type material above listed. Other lots:
W Carolines. Palau-Yap group, 6 (USNM), 1 (BISHOP), 5 (ANSP).
E Indonesia. Moluccas, 2 (BMNH), 3 (IRSNB), 7 (ZMA), 9 (USNM). — Irian Jaya, 3 (LACM), 1 (MNHN), 1 (ZMA), 10 (ANSP).
NE and E Papua-New Guinea. 1 (MNHN), 2 (IRSNB), 4 (ZMA), 3 (AMS), 1 (USNM).
S Papua-New Guinea. Samarai, 1 (AMS). — Torres Strait, 1 (USNM).
Solomons. 1 (BMNH), 1 (AMS), 1 (LACM), 1 (USNM), 2 (ANSP).

DISTRIBUTION. — Eastern Indonesia (Moluccas and Irian Jaya), the Carolines, Papua-New Guinea and the Solomons and western Carolines.

DIAGNOSIS

Largest subspecies, reaching more than 70 mm in height (maximum 72.4, a syntype of *C. tumidum*). Under periostracum, colour partly or totally yellow to purple, except for posterior part (PQ and part of MPQ) which is more or less white. Interior almost always brownish to purple stained by zones, mainly in umbonal cavity. Mean rib number 31.0, range 27-34.

Adult rib morphology

PQ. Sculpture quickly degenerates distally from umbo, and often becomes virtually smooth, ribs being often represented only by cicatricial slits.

MPQ. Ribs very low, flatly rounded, much wider than interstices, firstly symmetrical but becoming onwards more and more asymmetrically and obtusely triangular; no traces of basal constrictions; single-ridged, then often becoming entirely smooth distally in large shells.

MAQ. Ribs low, becoming flat or asymmetrically triangular, with anterior side shorter and steeper; no trace of basal constrictions. Rarely irregularly top-ridged, generally double-ridged to single-ridged or entirely smooth.

AQ. Ribs low becoming flat or obtusely asymmetrically triangular; no basal constrictions; always top-ridged or full-ridged, more or less regularly (perfect regularity of ridging in this quarter, which characterizes other subspecies, disappears in many specimens).

REMARKS

This nominal subspecies of *V. flavum* differs from the others by its smoother ribs, and often more vivid colours, with more purple. Characters of colour and ribbing allow separation of this subspecies from the two others but may vary progressively and independently. Intermediate specimens of uncertain subspecific status are rare.

Vasticardium flavum subrugosum
(Sowerby, 1838)
(Figs 2A, B, D, E, H, 3B, C)

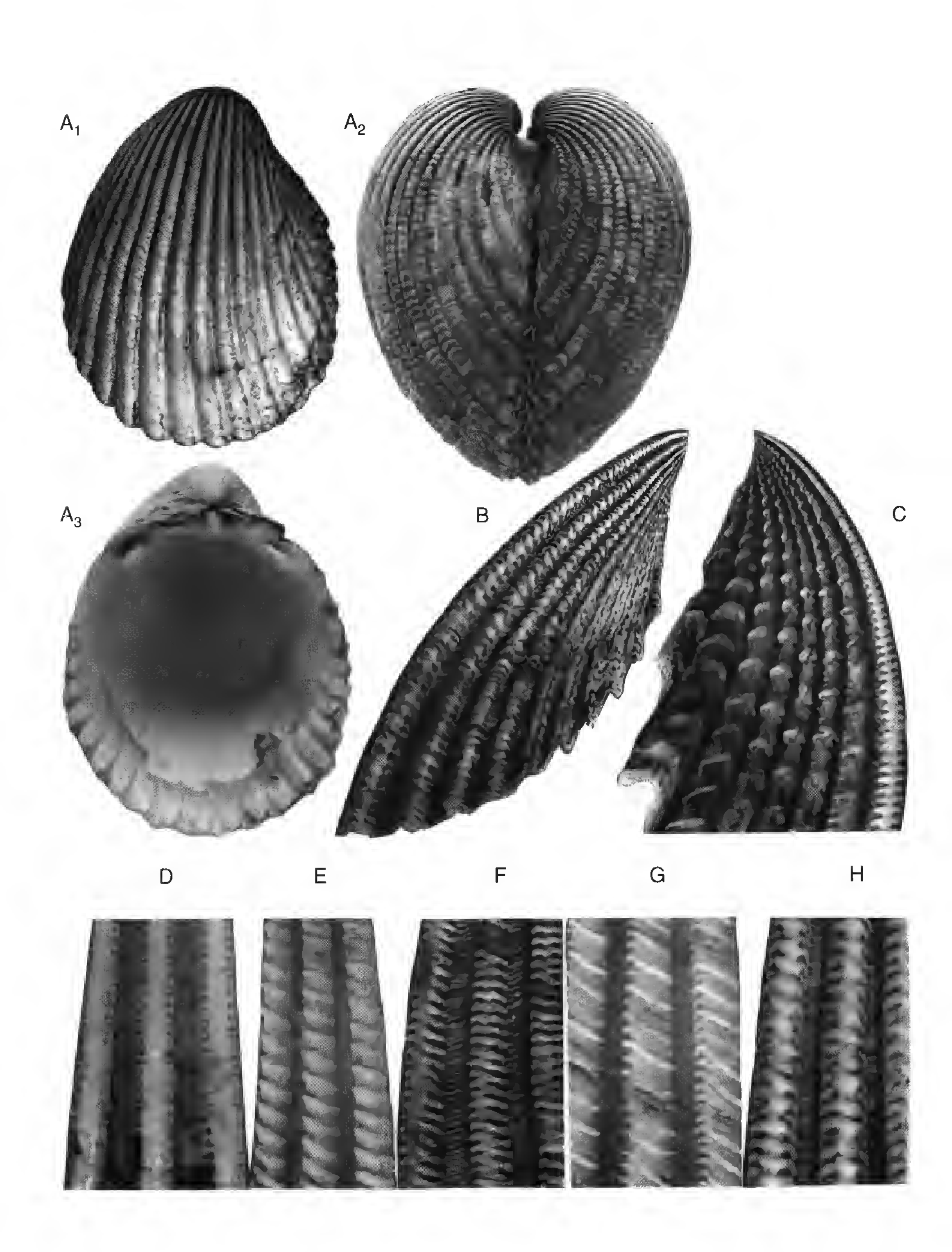
Cardium subrugosum Sowerby, 1838: fig. 34; 1840: fig. 71; 1841a: 108.

Not *C. subrugosum* – Abrard 1942: 25, pl. 2, fig. 28 [= *V. pectiniforme*]. – Reeve 1845: Sp. 55. – Lamy 1927: 519 and 1941: 565 [= *V. luteomarginatum* (Voskuil *et* Onverwagt, 1991)].

TYPES SPECIES. — Sowerby's figured specimen (1840a: fig. 71), from Ceylon, cannot be traced in BMNH. Neotype here selected, a shell from Phuket, in MNHN (Fig. 3C); dimensions: 48.7, × 43.5 × 33.7 mm; rib number: 29.

MATERIAL EXAMINED. — The following lots:
Sri Lanka. 1 (NHMW), 2 (IRSNB), 1 (AMS).
E India. Andaman Island, 1 (NMW), 1 (LACM). — Nicobar Island, 1 (ZMUC: 2 Schriter's shells), 1 (NHMW). — Riam, 1 (USNM).
Thailand. Phuket, 2 (MNHN). — Gulf of Siam, 4 (USNM), 2 (ANSP).
N W Malaysia. 2 (AMS).
Singapore. 2 (MNHN), 1 (BMNH), 1 (AMS), 2 (USNM), 4 (LACM), 2 (ANSP).
Malaysia. E coast, 1 (AMS), 2 (USNM). — N Borneo, 1 (BMNH), 1 (ZMA), 2 (AMS), 4 (USNM), 2 (ANSP).
W Indonesia. Sumatra, 1 (MNHN), 1 (USNM). — Java, 4 (MNHN), 1 (ZMA), 1 (AMS), 1 (LACM). —

FIG. 1. — A_{1-3}, *Cardium flavum* Linné, lectotype here selected; L = 47.2 mm. **B**, *Vasticardium flavum flavum*, from Papua-New Guinea, MNHN, Flattened low ribs with bridged ornamentation in medial part; scale: × 3.6. C_{1-3}, *Cardium fucatum* Spengler, holotype; L = 33.7 mm. D_{1-2}, *Cardium gratiosum* Deshayes, syntype No. 3; L = 40.6 mm. **E**, *Cardium tumidum* Deshayes, syntype No. 1; L = 58 mm.


A1
A2
A3
B
C
D
E
F
G
H

Bali, 2 (MNHN), 3 (AMS), 1 (USNM), 1 (ANSP). — Flores, 1 (MNHN), 1 (ZMA). — Alor, 1 (MNHN). — Borneo, Balikpapan, 1 (AMS). — Sulawesi, 3 (MNHN), 1 (AMS), 1 (USNM), 1 (ANSP).
Philippines. 5 (MNHN), 1 (BMNH), 4 (AMS), 19 (LACM), 3 (BISHOP), 42 (USNM), 15 (ANSP).
Viet Nam. 4 (MNHN), 1 (LACM).
S China. 2 (MNHN), 2 (BMNH), 1 (IRSNB).
S Japan (Ryukyu). Okinawa Island, 1 (LACM), 3 (BISHOP), 3 (USNM). — Amami Island, 1 (LACM).

DISTRIBUTION. — Sri lanka to the Philippines, South China and Ryukyu-Amami Islands. Replaced southeastwards in the Pacific by *V. flavum flavum*.

DIAGNOSIS

Shell of medium size reaching a maximum of about 50 mm high, generally slightly asymmetrical, rarely appreciably elongated. Under periostracum, colour from entirely white to pure light lemon-yellow, except for PQ which is always white. Interior rarely entirely white, almost always partially (very rarely totally) yellow-orange to dark purple stained. Sometimes this purple colour seems to pass through the shell and is externally locally discernible on white zones, in PQ and MPQ. Internal margin always white. Mean rib number 31.0, range 28-34.

Adult rib morphology

PQ. Ribs, although dividing into two parts and losing their relief, are still well discernible, sometimes keeping the anterior marginal small bent scales and top scales more or less reduced, leaving surface always "rough" (Fig. 2B).

MPQ and MAQ. Ribs variable in profile but always relatively high, sometimes rounded or symmetrically roundly triangular, but more often asymmetrically (anterior side rounded, posterior side becoming flat and steeper); basal constrictions present, or replaced by two thin basal stripes (Figs 2B, 3B). Ornamentation variable. ribs crush-ridged, rather rarely full-ridged, often double-ridged with a more or less smooth, widened, central zone formed by shortening of anterior ridging, posteriorly remaining normally developed.

AQ. Ribs high, generally rounded, sometimes a little squared by top flattening; almost always symmetrical with marked basal constrictions (Figs 2E, 3B). Always full-ridged, with wide conical ridges very regularly set. Ridging in AQ is in continuity with MAQ.

REMARKS

V. flavum subrugosum differs from the nominal sub-species by its generally lighter colour, and, more important, by its more markedly ornamented and often crush-ridged ribs. It differs from *V. flavum dupuchense* mainly by a higher rib number and a less markedly ornamented PQ.

The name *subrugosum* has been much less used than *rugosum* or *flavum*. The reason is certainly because *V. flavum subrugosum* may resemble *V. pectiniforme*, particularly when the shells are covered by a periostracum. Additionally *V. flavum subrugosum* is almost everywhere sympatric with the other. Numerous authors (*e.g.* Wilson & stevenson 1977: 86) do not mention its name and probably do not recognize its existence in the Indo-Pacific.

FIG 2. — A_{1-3}, *Vasticardium flavum subrugosum*, from Nicobar (India), historical "Schröter's shell", cited as *C. flavum* Linné. ZMUC, Spengler collection; A_2, anterior side; L = 46.4 mm. **B**, *Vasticardium flavum subrugosum*, from Cebu, Philippines, MNHN, detail of the PQ and four ribs of the MPQ; scale: × 2.2. **C**, *Vasticardium pectiniforme*, from the Red Sea, MNHN: detail of juvenile PQ; scale: × 4.8. **D**, *Vasticardium flavum subrugosum*, from Cebu, Philippines, MNHN: double-ridged rib ornamentation; scale: × 3.4. **E**, *Vasticardium flavum subrugosum*, from Cebu, Philippines: full-ridged rib ornamentation in the MAQ, MNHN; scale: × 3.6 (same specimen as in figure 15), **F**, *Vasticardium pectiniforme*, from the Red Sea: full-ridged rib ornamentation in MPQ, MNHN; scale: × 3.5 (same specimen as in figure 3A). **G**, *Vasticardium pectiniforme* from the Red Sea, MNHN: irregularly full-ridged rib ornamentation in the MAQ, scale: × 3.7. **H**, *Vasticardium flavum subrugosum* from Cebu, Philippines, MNHN (same specimen as in figure 3B): crush-ridged rib ornamentation; scale: × 4.0.

Vasticardium flavum dupuchense (Reeve, 1845) (Fig. 5A)

Cardium dupuchense Reeve, 1845: Sp. 67.

TYPES SPECIES. — Three syntypes in BMNH No. 1971-25. Cuming's collection. from Dupuch Island, Torres Strait (locality emended to Depuch Island, Western Australia, by Wilson & Stevenson 1977: 86). One of them, 50.2 × 48.8 × 40.0 mm, with 27 ribs, fits Reeve's figure 67 and is designated on the labels as lectotype, probably by Wilson & Stevenson, but they never published this selection. I confirm here the selection of this specimen as lecto-

type. Paralectotypes, 55.3 × 47.0 × 39.5 mm, with 23 ribs and 47.2 × 41.2 × 32.3 mm, with 25 ribs.

MATERIAL EXAMINED. — The type material. Other lots: **Western Australia.** Dampier, 1 (MNHN), 1 (WAM). — Port Hedland, 1 (MNHN), 1 (WAM). — Exmouth Gulf, 1 (MNHN), 1 (WAM); Montebello Island, 1 (WAM). — Faise Cap Creek, 1 (ANSP).

DISTRIBUTION. — "Northern Western Australia, from Broome South to Point Cloates. Fossil records at Shark Bay", according to Wilson & Stevenson (1977: 87).

DIAGNOSIS

Shell of medium size (maximum height 54.5 mm, Wilson & Stevenson 1977: 86), not elongated, almost always asymmetrical, with expanded posterior part. Under periostracum (which sometimes bears some black spots), shell exteriorly white to light yellow; sometimes light purple in MPQ and PQ. Interior vividly dark purple in large concentrical zones in posterior three quarters, mainly in adult parts. Internal margin white. Mean rib number 25, range 22-28.

Adult rib morphology

PQ. Anterior part of ribs lowers and more or less degenerates; posterior part remains generally high and still bears more or less reduced scales.

MPQ. Ribs high, rounded but with a tendency to become slightly triangular. Basal constrictions more or less discernible. Generally full-ridged to slightly crush-ridged.

Anterior half. Ribs high, rounded; basal constrictions present. Regularly full-ridged with wide ridges, more or less conical.

REMARK

V. flavum dupuchense resemble *V. pectiniforme* in having black spots on the periostracum, high ribs and scales well developed in PQ. It is even more similar to many specimens of *V. flavum* in its colour and above all in the regular rib ridging in the anterior part. It differs from the other subspecies of *V. flavum* and also from *V. pectiniforme* by its lower rib number. Although it is treated here as a subspecies of *V. flavum*, its taxonomic status is questionable. Because it does not co-occur with *V. pectiniforme*, it could conceivably also be considered as a form of that species.

Vasticardium pectiniforme (Born,1780)
(Figs 2C, F, G, 3A, 4B-F)

Cardium pectiniforme Born, 1780: 49, pl. 3, fig. 10 (*non* fig. 9).

Cardium regulare Bruguière, 1789: 227.

Cardium rugosum Lamarck, 1819: 10.

Trachycardium peregrinum Jousseaume, 1888: 212.

Vasticardium nigropunctatum Habe *et* Kosuge, 1966a: 324, pl. 29, fig. 16: 1966b: 154, pl. 59, fig. 9.

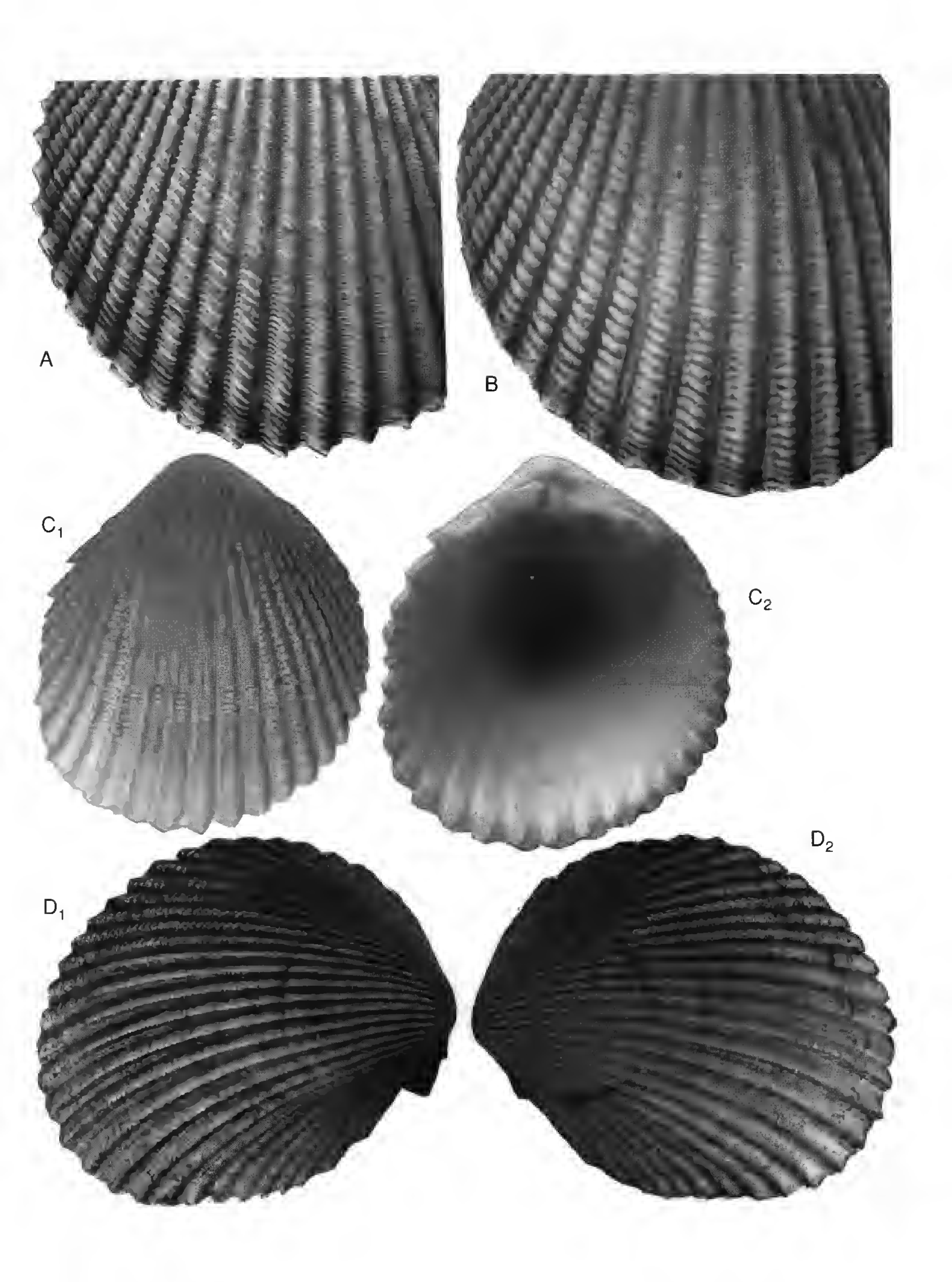
Not *C. rugosum* Reeve, 1845: Species 68 [= *V. luteomarginatum* (Voskuil *et* Onverwagt, 1991)].

Not *C. rugosum* var. *gortanii* Nardini, 1937 [= *Vasticardium gortanii* (Nardini. 1937)].

TYPES SPECIES. — *Cardium pectiniforme*: two syntypes in NHMW, Ref. G23-875a, no locality. Dimensions: 30.7 × 29.2 × 19.4 mm, with 30 ribs and 26.3 × 25.4 × 15.2 mm, with 31 ribs, (figured by Born, pl. 3, fig. 10; and this paper Fig. 4B), here selected as lectotype.
Cardium regulare: no type located, no reference cited. Bruguière's detailed description fits the characters of *V. pectiniforme*. The type locality was said to be "American Atlantic", but this is probably a mistake.
Cardium rugosum: lectotype MHNG 1085-55 (see above).
Trachycardium peregrinum: ten syntypes (six conjoined and four odd valves) in MNHN, from Aden and several Red Sea localities. Largest specimen is 55.1 × 47.2 × 37.1 mm, with 30 ribs (Fig. 4D).
Vasticardium nigropunctatum: holotype 45.4 × 39.2 × 32.0 mm, and one paratype 36.6 × 31.3 × 23.8 mm in NSMT from Amami Island (South Japan) (Habe & Kosuge 1966b: 154, pl. 59, fig. 9; material not seen).

MATERIAL EXAMINED. — The syntypes of *C. rugosum*, *C. pectiniforme*, *C. peregrinum*. Other lots:
S and E Africa. Natal, 1 (MNHN), 1 (BMNH), 1 (USNM). — Mozambique, 1 (MNHN), 2 (LACM), 1 (ANSP). — Tanzania, 2 (BMNH), 1 (ANSP), 4 (USNM). — Zanzibar, 1 (MNHN), 3 (BMNH), 2 (LACM), 4 (ANSP), 2 (USNM). — Kenya, 9 (MNHN), 4 (BMNH), 1 (ANSP). — E Somalia, 1 (MNHN), 1 (ANSP).
W Indian Ocean. Madagascar, 54 (MNHN), 2 (BMNH), 5 (ANSP). — Mauritius, 8 (MNHN), 2

FIG. 3. — **A**, *Vasticardium pectiniforme*, from the Red Sea, MNHN; scale: × 1.8. **B**, *Vasticardium flavum subrugosum*, from Cebu, Philippines, MNHN; scale: × 2.5. **C$_{1-2}$**, *Cardium subrugosum* Sowerby, neotype here selected; L = 43.5 mm. **D$_{1-2}$**, *Vasticardium angulatum* Lamarck, a specimen from Tranquebar (India), cited and figured by Chemnitz as *C. magnum* Linné, ZMUC, Spengler collection; L = 60.4 mm.

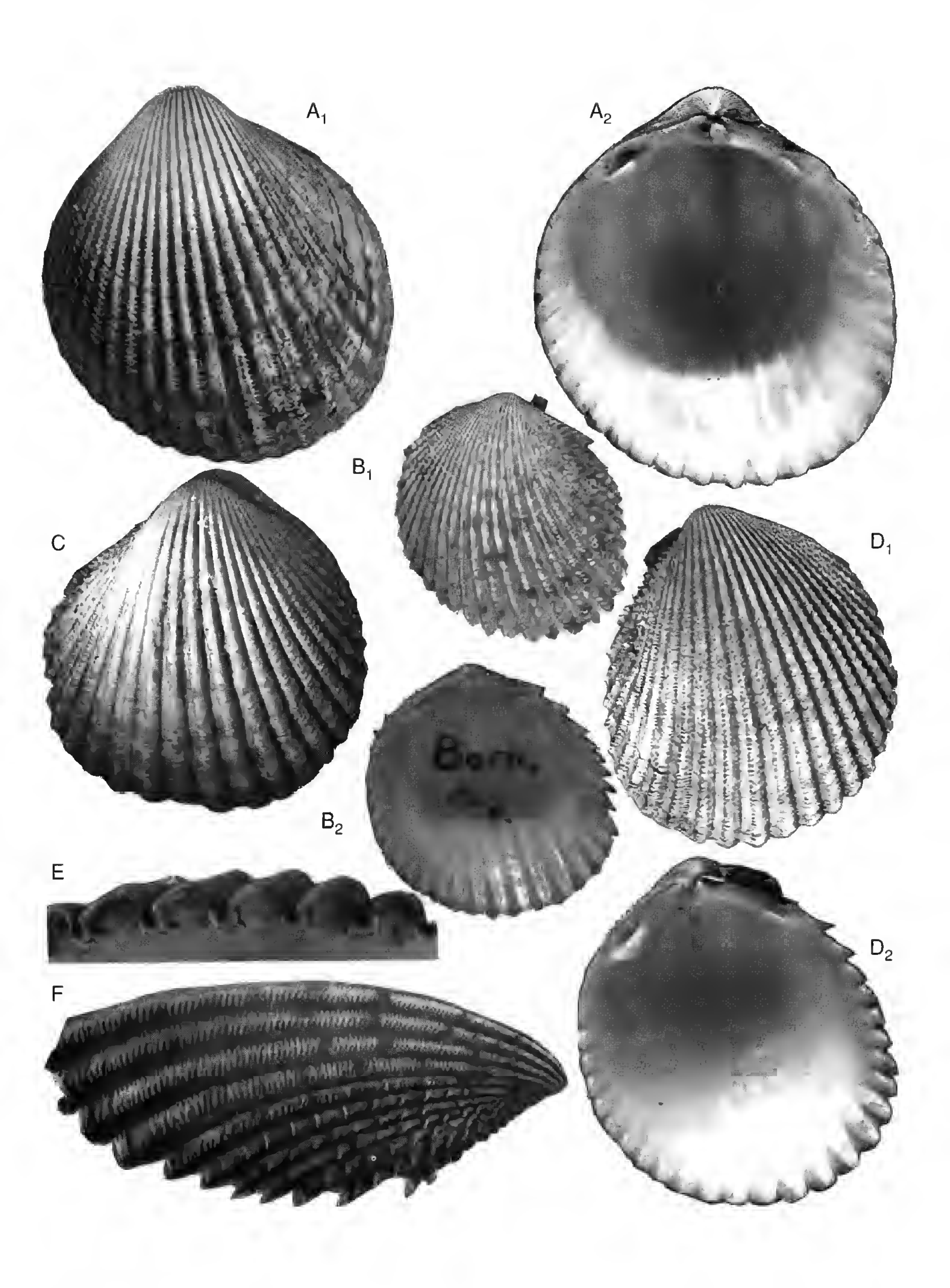

A
B
C_1
C_2
D_1
D_2

(MHNG), 2 (BMNH), 2 (IRSNB), 1 (LACM), 1 (ANSP), 1 (USNM). — Rodrigues, 1 (BMNH). — Comores, 3 (MNHN). — Seychelles, 4 (MNHN), 2 (BMNH), 1 (LACM), 2 (ANSP), 1 (USNM).
Gulf of Aden. N Somalia, 1 (MNHN). — Yemen, 3 (MNHN), 2 (USNM). — Djibouti, 5 (MNHN).
Red Sea. N Yemen, 2 (MNHN). — Ethyopia, Dalhak arch., 1 (MNHN). — Saudi Arabia, 1 (MNHN), 1 (USNM). — Egypt, fossils 2 (MNHN). — Israel, Aqaba, 3 (MNHN).
N Indian Ocean. Pakistan, Karachi, 1 (BMNH). — Maldives, 1 (BMNH). — India, Manaar, 1 (BMNH), 2 (ANSP); Riam, 1(USNM); Andaman, 2 (BMNH). — Sri Lanka, 2 (BMNH), 1 (IRSNB), 1 (ANSP). — Burma, 1(BMNH), 2 (ANSP).
W Thailand. Phuket, 4 (MNHN), 3 (BMNH), 1 (USNM), 1 (LACM), 1 (ANSP); Butan group, 1 (USNM).
Malaysia. NW, 1 (BMNH); N Borneo, 1 (USNM).
Singapore. 1 (MNHN), 1 (BMNH), 1 (USNM), 1 (USNM), 1 (ANSP).
Gulf of Siam. 2 (USNM).
Indonesia. Sumatra, 1 (USNM). — Java, 1 (MNHN), 2 (IRSNB), 5 (USNM); Bali, 2 (MNHN), 1 (LACM). — Lombok, 2 (LACM). — E Borneo, 1 (AMS). — Sulawesi, 1 (MNHN), 1 (LACM), 1 (USNM). — Moluccas, 1 (ZMA), 1 (LACM), 1 (USNM). — Irian Jaya, 6 (LACM), 1 (USNM), 3 (ANSP). — Tanimbar, 2 (USNM).
Philippines. 8 (MNHN), 30 (USNM), 10 (LACM), 3 (ANSP).
Asia. Viet Nam, 5 (MNHN), 3 (LACM). — S China, 2(MNHN). — Taiwan, 1 (ANSP). — S Japan, Okinawa Island, 1 (MNHN), 6 (LACM), 3 (BISHOP), 6 (USNM), 2 (ANSP); Amami Island 1 (BMNH), 1 (ANSP), 1 (LACM).
Pacific. Papua-New Guinea, 1 (MNHN), 3 (IRSNB), 1 (WAM), 1 (LACM), 1 (ANSP). — Australia, Torres Strait, 1 (BMNH), 2 (LACM); Northern Territory, Port Essington, 1 (USNM); N Queensland, 6 (MNHN), 3 (QM), 2 (LACM), 1 (USNM), 1 (ANSP). — New Caledonia, 50 (MNHN), 2 (ANSP), 1 (USNM). — Vanuatu, Efate Island, 3 (MNHN); Santos Island, 3 (USNM). — Fiji, 1 (LACM). — Solomons, 1 (BMNH), 1 (ANSP), 1 (USNM). — W Carolines, Palau group, 2 (USNM), 1 (BISHOP), 3 (ANSP).

Distribution and ecology. — *Vasticardium pectiniforme* is generally abundant through most of all the tropical Indian Ocean, Red Sea, and western Pacific. Its eastern limit seems to be the Ryukyus (South Japan), the western Carolines, Solomons and Fiji.
It seems to be rare in the Persian Gulf (Melvill & Standen 1906: 837; Smythe 1982: 99), and on the southern coast of Oman. It seems to be absent from the western coast of Australia (Western Australia and Northern Territory).
V. pectiniforme prefers reef environment in very shallow water: it is abundant intertidally but is rarely collected by dredging. In New Caledonia, not a single specimen or valve has been found at any of the 1200 stations of the dredging program in the lagoon, 7 to 100 m depth, yet it is abundant on all the beaches around the main island.

Diagnosis
Shell of medium size, generally 40 to 60 mm high when adult. Largest specimen observed 76.0 × 65.3 × 40.7 mm (MNHN, Ballot collection 1887, no locality); largest record, a Pleistocene fossil from Port Sudan 86 × 68 mm, figured by Nardini (1937: pl. 17, fig. 1). Shell often symmetrical (except that anterodorsal margin is always more raised than posterior), sometimes more or less expanded posteriorly and asymmetrical with ribs curved backwards in projection, but very rarely markedly truncated in posterior margin. Rarely appreciably elongated: mean L/H = 0,92 (range 0.86-0.97). Moderately and rather variably depressed: mean W/L = 0.71 (range 0.63-0.84). Lunule variable in size but always small to very small, sometimes practically non existent; never markedly hollowed. Periostracum light brown, thin, uniform, often with small black spots more or less concentrically aligned (*nigropunctatum*), more abundant in MPQ. Shell uniformly white to beige, very rarely yellowish to light brown, generally light, lusterless, under periostracum. Occasionally, shell has some reddish spots (see for example Sowerby 1838: fig. 41). Interior almost always entirely white, very rarely slightly yellowish coloured around the lateral teeth, and exceptionally very slightly in the umbonal cavity. In Papua-New Guinea some forms can be partly slightly yellow, particularly in internal and external margins (but PQ is not white). Secondary anterior lateral tooth in right valve (tooth AIII) always regularly elongated and never crushed in its middle or

Fig. 4 — $A_{1,2}$, *Cardium tumidum* Deshayes, syntype; L = 57,5 mm. $B_{1,2}$, *Cardium pectiniforme* Born, lectotype here selected; L = 25,4 mm. C, *Cardium rugosum* Lamarck, lectotype here selected; L = 70,0 mm (reduced). $D_{1,2}$, *Trachycardium peregrinum* Jousseaume, largest syntype; L = 47.2 mm. E, *Vasticardium pectiniforme*, from Mauritius, MNHN: detail of profile of ribs in median ventral margin; scale: × 3.2. F, *Vasticardium pectiniforme*, from the Red Sea, MNHN: detail of PQ and part of MPQ; scale: × 1.8.


A_1
A_2
B_1
C
D_1
B_2
E
D_2
F

divided into two teethlets. Mean number of ribs 30.6, range 26-35.

Adult rib morphology

PQ. No significant change from juvenile shells: ribs remain high, square-sided, well ornamented on top and flanks. Interstices wide (Fig. 4F).

MPQ. Change from PQ abrupt. Ribs generally rounded, more or less symmetrically, rarely roundly triangular, always basally constricted, generally full-ridged (Figs 2F, 3A, 4F) but sometimes double-ridged; rarely crush-ridged.

MAQ. Generally very irregularly full-ridged (Figs 2G, 3A) with many lateral ridges not reaching top zone; thus ridges on top zone less numerous, narrower and with wider, irregular spaces between them, sometimes forming a herringbone pattern. Below these "top-ridges", short remaining lateral ridges progressively disappear also, onwards, but can still be present in all the zone and in AQ.

AQ. Ribs well rounded, ornamented with full ridges; full ridges thin, relatively widely and regularly spaced.

Remark

Differences between *V. pectiniforme* and *V. flavum*: the smooth and coloured *V. flavum flavum* is easily separated from the "rugose" and whitish *V. pectiniforme*. The other two subspecies of *V. flavum* can sometimes, at first glance and mainly when the periostracum is present, look very much like *V. pectiniforme*. Nevertheless they can be separated by the observation of four characters:

1. Lunule: the lunule in *V. flavum* is wider and deeper.

2. Colours: *V. pectiniforme* is almost always "colourless" outside and entirely white inside and very often bears black spots on the periostracum. These spots may rarely be present in *V. flavum* which is often partially vividly coloured, outside and inside.

3. PQ: in *V. pectiniforme* (Figs 2C, 4F) the ribs always remain high, square-sided and well ornamented in the adult as in the juvenile, when they degenerate in the adult part in two subspecies of *V. flavum* [subsp. *flavum* and subsp. *subrugosum* (Fig. 2B)].

4. The ornamentation of the ribs in the anterior half of the shell can also, and exclusively, separate the two species. The ribs of the anterior half of the shell in *pectiniforme* have irregular ornamentation: narrow and irregularly set full-ridges in AQ; in MAQ these ridges are irregular and are often combined with numerous small lateral ridges (Figs 2G, 3A). The ribs of the anterior half of the shell in *flavum* have regular ornamentation; the full-ridges are everywhere wide (wider than the grooves separating them), more numerous, very regularly set, often conical, with virtually no intermediate lateral ridgelets in MAQ (Figs 2E, 3B).

Vasticardium vertebratum (Jonas, 1844)
(Fig. 5C, E, F)

Cardium vertebratum Jonas, 1844: 33; 1846: 119, pl. 9, fig. 9a-c.

Cardium reeveanum Dunker, 1852: 54; 1858: 22, pl. 6, figs 6-8.

Regozara olivifer Iredale, 1936: 275, pl. 20, fig. 8.

Types species. — *Cardium vertebratum*: holotype, according to Jonas, a shell from West Australia, 63.5 × 46.6 × 38.1 mm, with 28 ribs, not traced.

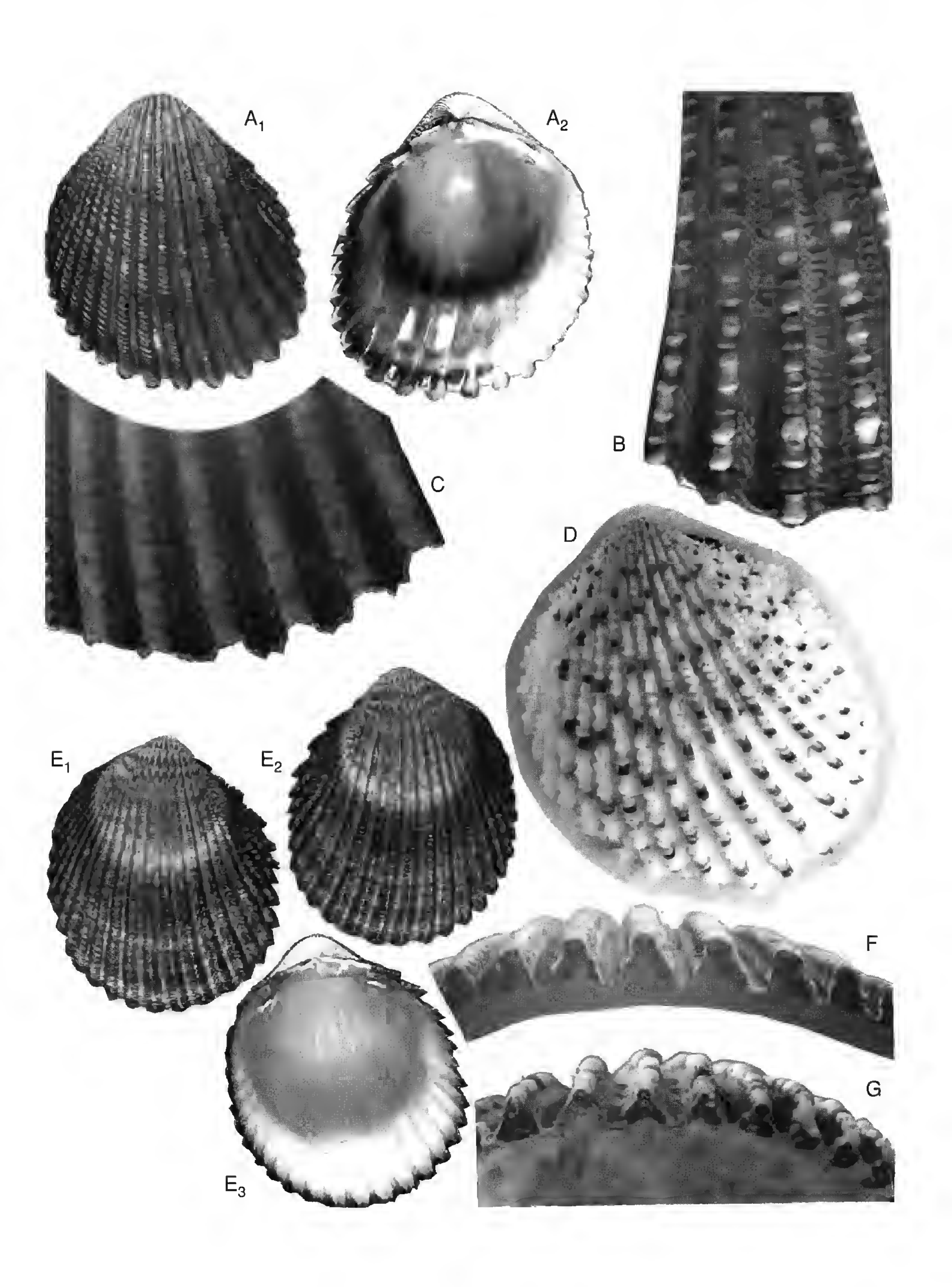
Cardium reeveanum: holotype, according to Dunker, a shell deposited in Bremen, from New Holland [Australia], H = 2 inches [= 50.8 mm], with 28 ribs, not traced.

Regozara olivifer: holotype from Sydney Harbour in AMS C60606, 66 × 56 × 46 mm, with 28 ribs.

Material examined. — The holotype of *Regozara olivifer* and the following lots:

Australia. Western Australia, Swan River, 1 (BMNH); Admiral Bay, 1 (WAM). — Northern Territory, Port Darwin, 1 (BMNH); Port Essington, 4 (BMNH);

Fig. 5. — **A**$_{1-2}$, *Vasticardium flavum dupuchense*, from Dampier (W. A.), MNHN; L = 43.0 mm. **B**, *Vasticardium ornatum*, from Dampier Salt (W. A.): detail of rib morphology in median adult part, MNHN; scale: × 3.7 (shell artificially dark coloured). **C**, *Vasticardium vertebratum*, from Kurrimine Beach (Queensland), MNHN: detail of rib morphology in median adult part; scale: × 3.8. **D**, *Vasticardium ornatum*, from Dampier Salt (W. A.), MNHN; L = 28.4 mm (same specimen as B, G). **E**$_{1-3}$, *Vasticardium vertebratum*, from Tin Can Bay (Queensland), MNHN; L = 42.2 mm. **F**, *Vasticardium vertebratum*, from Kurrimine Beach (Queensland), MNHN: detail of profile of ribs in the median ventral margin; scale: × 3.8 (same specimen as C). **G**, *Vasticardium ornatum*, from Dampier Salt (W. A.), MNHN: detail of profile of ribs in the median ventral margin; scale: × 3.8 (same specimen as B).


A1
A2
B
C
D
E1
E2
E3
F
G

Cape Arnhem, 2 (USNM). — Queensland, Torres Straits, 1 (BMNH). — North Queensland, 6 (MNHN), 2 (BMNH), 6 (LACM). — Central Queensland, 3 (MNHN), 2 (BMNH), 2 (QM), 5 (LACM), 3 (USNM). — South Queensland, 5 (MNHN), 2 (QM). — New South Wales, 5 (AMS).
Singapore. 1 (AMS).
Viet Nam. 1 (MNHN).

DISTRIBUTION. — "Western, northern and eastern Australia; south to Geographe Bay in Western Australia and Sydney, New South Wales. The species is a Quaternary fossil in South Australia", according to Wilson & Stevenson (1977: 83).
My observations do not fully confirm this limited distribution, with five deviating records:
1. Melvill & Standen (1906: 837) cite *Cardium (Trachycardium) vertebratum* at Dubai, Persian Gulf. This material is not in NMW.
2. Bosch (1982: 171) cites and figures *Cardium reeveanum* from Salalah, southern coast of Oman. The figured shells resemble *V. pectiniforme*. It is no longer mentioned in Oliver, 1995.
3. Oliver (1992: 126, pl. 23, fig. 4a, b) figured a shell *Trachycardium vertebratum* in BMNH with no mentioned locality and records it from Aden, Port Sudan, Perim, Obock. The identification of the BMNH specimen (which I have examined) is good, but there is no material from Aden, Perim and Obock in Jousseaume's and Lavranos' collections (MNHN) that is attribuable to the present species, and the occurence of *V. vertebratum* in the Red Sea cannot be as large as indicated by Oliver.
4. Presence of a valve labelled from Nhatrang (Viet Nam) in MNHN, coll. Saurin.
5. A valve from Pulau Sudong (Singapore) in AMS, C310526.

DIAGNOSIS

Shell of medium size generally reaching 55-60 mm (largest specimen observed 98.2 × 79.5 × 67.1 mm in AMS from Broken Bay, near Sydney). Shape transversally ovoid, rarely symmetrical. Rather elongated for group: mean L/H = 0.83 (range 0.80-0.87); variably depressed: mean W/L = 0.84 (range 0.77-0.95). Lunule very narrow to practically non existent. Hinge typical of group, but in right valve secondary anterior lateral tooth (AIII) almost always depressed in its middle and divided into two more or less independent small teeth. Shell is of a characteristic superb orange to coral red colour. Colours disposed in regular concentric, bands, darker in adult zones. Combination of this vivid reddish colour with brown periostracum can give a greenish shade (*olivifer*). Interior white, except for a narrow, dark, reddish ventral margin. Mean rib number: 28.4 range 26-33.

Adult rib morphology

PQ. Same sculpture as well in adult shells as in juvenile: square-sided ribs, large oblique scales on top, small bent scales on anterior margin, vertical ridges on posterior margin.
Median part of shell. MPQ and MAQ: characteristic juvenile rib morphology of group restricted to umbonal region, and sculptures switches to that charactetizing adult portion of shell very early. Specific characteristics of adult part of these two zones (Fig. 5C, F): (1) quasi-perfect symmetry in sculpture of roundly triangular ribs, in profile as well as in ornamentation; (2) two sets of constrictions on ribs, one at base of lateral ridging (as in many forms of group), another one in middle of flank. Ribs generally irregularly full-ridged, or rather crush-ridged. "Crushing" of top ridges is so marked that in many cases top zone becomes almost smooth. A very regular line of tubercular ridges lies in lower part of flank between middle and basal rib constrictions, on both flanks. This latter perfect arrangement is a little disturbed in most distal part of adult zone.
AQ. Ribs rounded, symmetrical, becoming regularly full-ridged towards anterior, by loss of numerous lateral ridges and tubercles. Full ridges rather wide, slightly obliquely set, generally less densely packed than in other species of group.

REMARKS

V. vertebratum mainly differs from the other species of the group by three characters: colour, quasi-perfect symmetry of the ribs in the median half with two constrictions, regular line of tubercular ridges on both flanks of the ribs in the median half (beaded ribs).
V. vertebratum can be confused with *V. rubicundum* (Reeve, 1845) because of similarity in colours and the "beaded" ornementation of the ribs. However these two species belong to two different groups, and have many different characteristics, particularly in rib number and morphology.

Vasticardium ornatum (Sowerby, 1877) (Fig. 5B, D, G)

Cardium ornatum Sowerby, 1877: 755, pl. 75, fig. 2.

Cardium fultoni Sowerby, 1916: 76, pl. 3, fig. 7.

Acrosterigma sowerbyorum Voskuil *et* Onverwagt, 1992: 34, fig. 6 [a *nomen novum* for *C. ornatum*, erroneously considered as unavailable: see Remarks].

TYPES SPECIES. — *Cardium ornatum*: holotype in NMW, Melvill-Tomlin collection 55-158-1242, labelled "Hong-Kong", 19.0 × 18.2 × 12.8 mm, with 29 ribs.
Cardium fultoni: holotype in BMNH 1919-12-31-69, labelled "Philippines", 37.0 × 32.6 × 24.2 mm, with 28 ribs.

MATERIAL EXAMINED. — The type material and the following lots:
Natal. 1 (NMW).
North Western Australia. 1 (MNHN), 2 (ANSP); Yampi Sound, 1 (WAM), 1 (USNM); Cape Frezier, 1 (WAM); Heywood Island, 1 (WAM); Scorpion Island, 1 (WAM).

DISTRIBUTION. — Apparently endemic to northern Western Australia, approximatively from Capricorn tropic to latitude 15°S. Wilson & Stevenson (1977: 88) concluded that "Sowerby's locality [Philippines] was probably incorrect and that the holotype came from Western Australia". The same arguments apply to the localities Natal and Hong-Kong (holotype of *C. ornatum*) which are also probably erroneous.

DIAGNOSIS

Shell of small to medium size, reaching 37 mm in height. Shape rotund (*ornatum*) to obliquely ovate (*fultoni*). Anterior edge rounded, posterior edge slightly flared, rarely slightly truncated. A little elongated [according to Wilson & Stevenson (1977: 88), mean ratio L/H = 0.91 (range 0.86-0.99)], and moderately inflated [mean W/L = 0.76 (range 0.68-0.84)]. Lunule narrow to practically non existent. External colour uniform, white to cream (periostracum never seen); tops of ribs here and there bear dark red-purple spots almost regularly placed and roughly concentrically aligned. Internally white. Rib number: according to Wilson & Stevenson, mean number 29, range 25-33.

Adult rib morphology

PQ. Different from other species of group: ribs high with regularly set, conical, scales occupying all upper half of rib top; no secondary ornamentation like in other species. In most adult part ribs bifurcate into a lower anterior part and a higher scaled posterior part, with the latter slightly overhanging interstice backwards.
Other parts of shell. Ribs with a symmetrical profile comprising two parts from top to base:
(a) a rounded upper part, full-ridged with wide ridges, sometimes a little flattened on top, and
(b) two lower flanks, triangularly disposed, obliquely striated, separated from rounded summital zone by a constriction, and becoming vertical at their base (Fig. 5B, G). Interstices open, trapezoidal, with a flat bottom regularly striated, more or less independently of flanks.

REMARKS

D'Orbigny (1850: 79) used the combination *Cardium ornatum* for the taxon originally named *Pinnopsis ornatus* Hall, 1843: 244, fig. 8. *Pinnopsis ornatus* and *P. acutirostra*, also named by Hall, 1843, in the same formation, are Devonian fossils, very similar to each other. The latter is now classified in *Lunulacardium* Münster, 1840, family Lunulacardiidae Fischer, 1887 (see Newell *et al.* 1969) and there is neither primary nor secondary homonymy with *Cardium ornatum* Sowerby, 1877. Under Art. 59d of the Code this latter name is an available name and *Acrosterigma sowerbyorum* is a junior objective synonym.
Vasticardium ornatum has been placed in the *V. flavum* species group, because of comparable dimensions, shape, rib number, and above all because of an adult rib morphology of the same type, although different.

Acknowledgements
I am especially grateful to Philippe Bouchet and Bernard Métivier, in the MNHN of Paris, for their help in many ways. I am also indebted to Bertrand Richer de Forges (ORSTOM, Nouméa). I thank the following people for loans and informations: Ian Loch (AMS, Sydney); Gary Rosenberg (ANSP, Philadelphia); Robert Cowie (BISHOP, Honolulu); Kathie Way (BMNH, London); J. van Goethem and Claude Massin (IRSNB, Bruxelles); James McLean and

Lindsey Groves (LACM, Los Angeles); Yves Finet (MNHG, Genève); Graham Oliver (NMW, Cardiff); Kevin Lamprell and John Stanisic (QM, Brisbane); Anders Warén (Swedish Museum of Natural History, Stockholm); Gustav Paulay (University of Guam Marine Laboratory, Mangilao); Jerry Harasewych (USNM, Washington); Lars Wallin (Uppsala University Zoological Museum, Uppsala); Shirley Slack-Smith (WAM, Perth); Robert Moolenbeek (ZMA, Amsterdam); Tom Schiötte (ZMUC, Copenhagen).

REFERENCES

Abrard R. 1942. — Mollusques pleistocènes de la Côte française des Somalis recueillis par E. Aubert de la Rüe. *Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* (6), 105 p.

Born I. 1780. — *Testacea Musei Caesarei Vindobonensis.* J. P. Kraus, Vindobonae, 442 p.

Bosch D. & Bosch E. 1982. — *Seashells of Oman.* Longman, London & New York, 206 p.

Bruguière J. C. 1789. — *Encyclopédie Méthodique, Histoire Naturelle des Vers* 1. Panckoucke, Paris, 775 p.

Chemnitz J. H. 1782. — *Neues Systematisches Conchylien Cabinet* 6. Raspe, Nürnberg, 375 p.

Coleman N. 1975. — *What shell is that?* Paul Hamlyn, Sydney, 308 p.

Dall W. H. 1900. — Synopsis of the Family Cardiidae and of the North American Species. *Proceedings of the United States National Museum* 23: 381-392.

Deshayes G.-P. 1854. — Description of New Shells from the Collection of Hugh Cuming. *Proceedings of the Zoological Society of London* 22: 317-371.

Dodge H. 1952. — A Historical Review of the Molluscs of Linnaeus, Part 1: The Class Loricata and Pelecypoda. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 100 (1): 1-263.

Dunker G. 1852. — Diagnoses *Molluscorum Novorum. Zeitschrift für Malakozoologie* 9 (4): 49-62.

Dunker W. 1858. — *Novitates Conchologicae II; Meeres-conchylien. Abbildung und Beschrei neuer Conchylien. Figures et descriptions de Coquilles nouvelles ou peu connues* (2): 25-32.

Fischer-Piette E. 1977. — Révision des Cardiidae (Mollusques Lamellibranches). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle,* Nouvelle Série, Série A Zoologie 101, 212 p.

Gmelin J. F. 1791. — *Caroli a Linné, systema naturae* 1(6): 3021-3910.

Habe T. 1967. — *Common Shells of Japan in Color.* Hoikusha, Osaka, 223 p.

Habe T. & Kosuge S. 1966a. — New Genera & Species of the Tropical and Subtropical Pacific Mollusks. *Venus* 24 (4): 312-341.

— 1966b. — *Shells of the World in colour: Vol 2, The Tropical Pacific.* Hoikusha, Osaka, 193 p.

Hall J. 1843. — Survey of the fourth Geological District: vol. IV. *Natural History of New-York: Part IV, Geology.* Carrol & Cook, Albany, XII + 683 p.

Hanley S. 1855. — *Ipsa Linnaei Conchylia.* Williams & Norgate, London, 556 p.

Hidalgo G. 1903. — Estudios preliminares sobre la fauna de las Islas Filipinas. *Memorias de la Real Academia de ciencias exactas, fisicas y naturales de Madrid* 2, 323 p.

Iredale T. 1927. — New Molluscs from Vanikoro. *Records of the Australian Museum* 16 (1): 73-80.

— 1936 — Australian Molluscan Notes No. 2. *Records of the Australian Museum* 19 (5): 267-340.

Jonas J. H. 1844. — Vorläufige Dianosen neuer Conchylien, welche ausfürlicher beschrieben und abgebildet nächstens erscheinen werden. *Zeitschrift für Malakozoologie* 1(3)[1844]: 33-37.

— 1846. — Molluskologische Beïtrage. *Abhandlungen aus dem Gebiet der Naturwissen-schaften* 1: 99-130.

Jousseaume F. 1888. — Description des Mollusques recueillis par M. le Dr Faurot dans la Mer Rouge et le Golfe d'Aden. *Mémoires de la Société Zoologique de France* 1 : 165-223.

Lamark J. B. 1809. — *Philosophie Zoologique: Tome 1.* Dentu, Paris, XXV + 428 p.

— 1816. — *Tableaux Encyclopédiques et Méthodiques des Trois Règnes de la Nature ; 23e partie, Mollusques et Polypiers divers.* Agasse, Paris, pls 96-314.

— 1819. — *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres,* 6 (1). Paris, 543 p.

Lamy E. 1927. — Les Bucardes de la Mer Rouge. *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle* 33 : 517-522.

— 1941. — Note sur les espèces lamarckiennes de *Cardium. Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 2 (13) 5 : 458-463.

Linné C. 1758. — *Systema Naturae: ed. 10 1.* Salvius, 824 p.

— 1764. — *Museum Ludovicae Ulricae Reginae* [...]. Holmiae, 720 p.

— 1767. — *Systema Naturae: ed. 12 1 (2).* Salvius, 1327 p.

Melvill J. C. & Standen R. 1906. — The Mollusca of the Persian Gulf, Gulf of Oman and Arabian Sea [...]: Part 2, Pelecypoda. *Proceedings of the general Meetings for scientific business of the Zoological Society of London*: 783-848.

Mörch O. A. L. 1853. — *Catalogus Conchyliorum quae reliquit D. Alphonso D'Aguirra & Gadea Comes de Yoldi*: 2. Klein, Hafniae, 74 p.

Nardini S. 1937. — Molluschi dalle spiagge emerse del mar Rosso e dell'oceano Indiano. *Palaeontographia Italica* 27 (N. Ser 7): 225-278.

Newell N. D. & La Rocque A. 1969. — ?Family Lunulacardiidae Fischer, 1887: Paleontology, Part N: N295-297, *in* Moore R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, The Geological Society of America and the University of Kansas*. Boulder.

Oliver P. G. 1992. — *Bivalved Seashells of the Red Sea*. Christa Hemmen, Wiesbaden and NMW, 182 p.

— 1995. — Bivalvia: 194-281, *in* Dance (ed.), *Seashells of Eastern Arabia*. Motivate Publishing, Dubai, UAE.

Orbigny A. d' 1850. — *Prodrome de Paleontologie : 1*. Paris.

Reeve L. 1845. — Monography of the genus *Cardium*. *Conchologia Iconica*: Sp. 47 & Sp. 65-82, pls 13-22.

Römer E. 1869. — Die Familie der Herzmöscheln, Cardiacea. *Martini & Chemnitz Systematisches Conchylien-Cabinet, ed. 2* 10 (2). Bauer und Raspe, Nürnberg, 124 p.

Schröter J. S. 1784. — *Enleitung in die Conchylien-kenntniss nach Linné 2*. J. J. Gebauer, Halle: 8 + 726 p.

— 1786. — *Enleitung in die Conchylien-kenntniss nach Linné 3*. J. J.Gebauer, Halle: 16 + 596 p.

Seba A. 1758. — *Description exacte des principales curiositez naturelles du magnifique Cabinet d'Albert Seba*, 3. Jansson, Waesbergios, Amsterdam, 212 p.

Sharabati D. 1984. — *Red Sea Shells*. KPI, London, 128 p.

Smythe K. R. 1982. — *Seashells of the Arabian Gulf*. Allen & Unwin, London, 123 p., 20 pls.

Sowerby G. B. 1838. — *The Conchological Illustrations* 149th-150th Parts. London, 8 figs (32 to 39).

— 1840. — *The Conchological Illustrations* 177th-184th Parts, 32 figs (40-71).

— 1841a. — An extensive series of new species of the Genus *Cardium* exhibited by Mr Cuming. *Proceedings of the Zoological Society of London for 1840*, 8: 105-115.

— 1841b. — Cardium. *A Catalogue of recent species*. London, 8 p.

— 1877. — Description of six new species of Shells from the Collections of the Marchioness Paulucci and Dr Prevost. *Proceedings of the scientific meetings of the Zoological Society of London for 1876*: 752-755.

— 1916. — Descriptions of seven new species of Mollusca belonging to the genera *Drilla*, [...], and *Cardium*. *Proceedings of the Malacological Society of London* 12: 74-76.

Spengler K. 1799. — Over det toskallede slaegt *Cardium* Linnei. *Skrivter af Naturbistotie-Selskabet* 5 (1): 1-60.

Springsteen F. J. & Leobrera F. M. 1986. — *Shells of the Philippines*. Carfel Seashell Museum, Manila, 377 p.

Stewart R. B. 1930. — Gabb's California Cretaceous and Tertiary Type Lamellibranchs. *Special Publication. Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 3: 314 p.

Vidal J. 1991. — *Cardium angulatum* Lamarck, 1819: a misenterpreted senior synonym of *Cardium alternatum* Sowerby, 1840. *Journal of the Malacological Society of Australia* 12: 57-61.

Voskuil R. P. A. & Onverwagt W. J. H. 1991. —The taxonomy of the genus *Trachycardium* (Part 1) with description of three new species. *Vita Marina* 41 (2): 54-72.

— 1992. — Studies on Cardiidae 6. *Gloria Maris* 31 (3): 33-44.

Wilson B. R. & Stevenson S. E. 1977. — Cardiidae of Western Australia. *Western Australian Museum special publication* No. 9: 114 p.

Submitted for publication on 20 September 1996; accepted on 19 February 1997.

The millipedes of Albania: recent data, new taxa; systematical, nomenclatural and faunistical review (Myriapoda, Diplopoda)

Jean-Paul MAURIES
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Sergei I. GOLOVATCH
Institute for Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Leninsky prospekt 33, Moscow 117071 (V-71) (Russia)

Pavel STOEV
Dianabad, bl. 2, apt. 84, Sofia 1172 (Bulgaria)

ABSTRACT
A recent collection of Diplopoda deriving from Albania contains thirty-two identifiable species, including four new to science: *Acanthopetalum subpatens* n.sp. (Schizopetalidae), *Anamastigona albanensis* n.sp. (Anthroleucosomatidae), *Metonomastus petrelensis* n.sp. (Paradoxosomatidae) and *Typhloiulus beroni* n.sp. (Julidae). The millipede fauna of Albania and adjacent lands is reviewed, with a checklist currently encompassing fifty genera and over 150 species or subspecies. Some new synonymies are established concerning: *Glomeris pustulata* Latreille, 1804; *Acanthopetalum carinatum* (Brandt, 1840); *Brachyiulus varibolinus* Attems, 1904; *Acanthoiulus fuscipes* (C. L. Koch, 1847); *P. varius* (Fabricius, 1781); *Leptoiulus sarajevensis* Verhoeff, 1898; *Leptoiulus* Verhoeff, 1894. A substitute name is proposed for *Leptoiulus storkani* Verhoeff, 1932: *L. jaroslavi* nom. nov. The julid tribe Typhloiulini is synonymized under the Leptoiulini. The name *Diploiulus* Berlese, 1883, is considered to have been typified in the original description, with *Julus terrestris* Linnaeus, 1758, being its valid type species; *Diploiulus* becomes objective synonym of *Julus* Linnaeus, 1758, and *Acanthoiulus* Verhoeff, 1896, takes priority in the list of synonyms or subgenera of *Pachyiulus*. *Pachyiulus krivolutskyi* Golovatch, 1977, is a new subjective junior synonym of *Iulus foetidissimus* Muralewicz, 1907, non *Iulus foetidissimus* Savi, 1819, it is available as a replacement name to avoid homonymy. The following taxa are new from Albania: *Glomeris pustulata* Latreille, 1804; *Acanthopetalum albidicolle* Verhoeff, 1900; *Brachydesmus herzogowinensis* Verhoeff, 1897; *Leptoiulus macedonicus* (Attems, 1927); *Brachyiulus apfelbeckii* Verhoeff, 1898; *Megaphyllum imbecillum* (Latzel, 1884); *Metonomastus* Attems, 1937 and *Anamastigona* Silvestri, 1898.

KEY WORDS
Diplopoda,
fauna,
taxonomy,
Albania.

RÉSUMÉ

Une importante collection de diplopodes récoltée récemment sur une grande partie du territoire de l'Albanie est étudiée ici ; elle comprend trente-deux espèces dont quatre sont nouvelles pour la Science : *Acanthopetalum subpatens* n.sp. (Schizopetalidae), *Anamastigona albanensis* n.sp. (Anthroleucosomatidae), *Metonomastus petrelensis* n.sp. (Paradoxosomatidae), *Typhloiulus beroni* n.sp. (Julidae). Une liste des diplopodes de l'Albanie et des régions voisines est donnée ; elle comprend huit ordres, au moins dix-neuf familles, cinquante genres et plus de 150 espèces ou sous-espèces d'une validité indiscutable. Plusieurs nouvelles synonymies ont pu être établies : *Glomeris pustulata* Latreille, 1804 = *Gl. norica vodnatensis* Verhoeff, 1926 ; *Acanthopetalum carinatum* (Brandt, 1840) = *Lysiopetalum comma* Verhoeff, 1900, *L. thessalorum* Verhoeff, 1901, *L. macedonicum* Verhoeff, 1923, *L. albanicum* Verhoeff, 1932, *L. comma jauinense* Verhoeff, 1932, *L. thessalorum lychnitis* Verhoeff, 1932 ; *Brachyiulus varibolinus* Attems, 1904 = *B. beratinus* Manfredi, 1945 ; *Acanthoiulus fuscipes* (C. L. Koch, 1847) = *Pachyiulus bosniensis* Verhoeff, 1895, *P. fuscipes altivagus* Verhoeff, 1899, *P. f. plasensis* Verhoeff, 1910, *P. f. simplex* Verhoeff, 1910 ; *Pachyiulus varius* (Fabricius, 1781) = *Julus flavipes* C. L. Koch, 1847, *Iulus oenologus* Berlese, 1885, *Pachyiulus apfelbecki* Verhoeff, 1901, *P. varius* var. *pallipes* Manfredi, 1945 ; *Leptoiulus sarajevensis* Verhoeff, 1898 = *Macedoiulus storkani* Verhoeff, 1932. Un nouveau nom, *Leptoiulus jaroslavi*, est proposé en remplacement de *Leptoiulus storkani* Verhoeff, 1932, pour corriger l'homonymie résultant de la synonymie de *Leptoiulus* Verhoeff, 1894 et *Macedoiulus* Verhoeff, 1932. La tribu des Typhloiulini disparaît, englobée par les Leptoiulini. Le taxon nominal *Diploiulus* Berlese, 1883 est considéré ici comme validé dans la description originale par la désignation de *Julus terrestris* Linnaeus, 1758, comme espèce-type ; de ce fait, *Diploiulus* devient un synonyme objectif de *Julus* Linnaeus, 1758, et en conséquence *Acanthoiulus* Verhoeff, 1896, devient prioritaire dans la liste des synonymes ou sous-genres de *Pachyiulus* Berlese, 1883. *Pachyiulus krivolutskyi* Golovatch, 1977, du Caucase occidental, qui est un nouveau synonyme subjectif plus récent de *Iulus foetidissimus* Muralewicz, 1907, remplace ce taxon pour éviter l'homonymie avec *Iulus foetidissimus* Savi, 1819. Les genres *Metonomastus* Attems, 1937, et *Anamastigona* Silvestri, 1898, sont répertoriés pour la première fois d'Albanie, ainsi que les espèces suivantes : *Glomeris pustulata* Latreille, 1804 ; *Acanthopetalum albidicolle* Verhoeff, 1900 ; *Brachydesmus herzogowinensis* Verhoeff, 1897 ; *Leptoiulus macedonicus* (Attems, 1927) ; *Brachyiulus apfelbeckii* Verhoeff, 1898 ; *Megaphyllum imbecillum* (Latzel, 1884).

MOTS CLÉS
Diplopoda, faune, taxinomie, Albanie.

INTRODUCTION

The diplopod fauna of the Balkan Peninsula, including Albania, has long been acknowledged as one of the richest in the Mediterranean, indeed in the Palaearctic as a whole. Even the incomplete, poor but recent work by Ceuca (1992), devoted to this fauna, lists 140 genera and over 660 species or subspecies, of which twenty genera and fifty-three species (including nine endemics) have been recorded in Albania.

The present contribution is mainly devoted to the study of a fine collection of Diplopoda recently made in Albania by Dr. P. Beron,

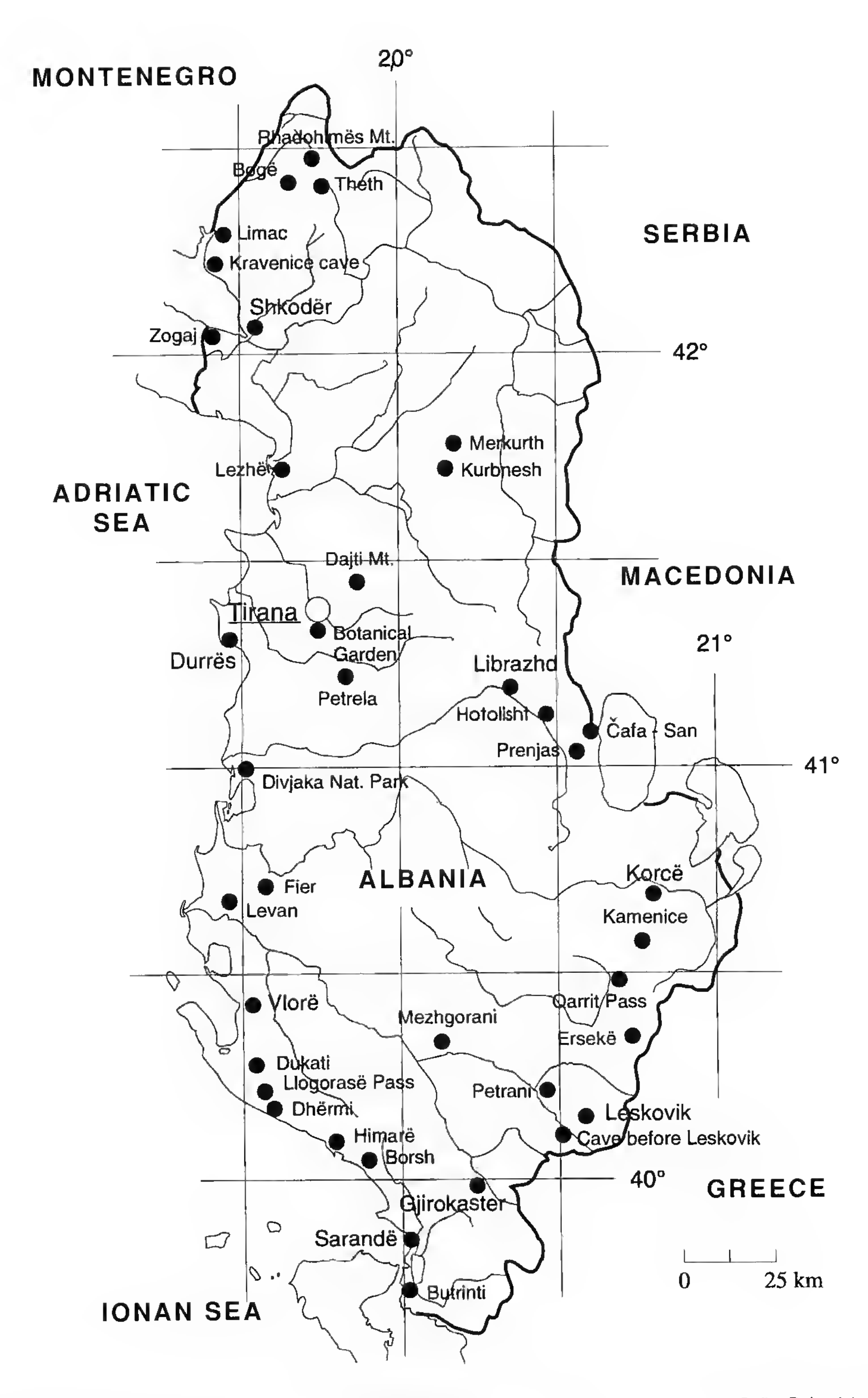


FIG. 1. — Map of Albania. Dark spots represent the localities visited by recent collectors (almost all from Sofia, Bulgaria) since 1993 in numerous parts of the territory of Albania.

Dr. S. Beshkov, Miss T. Ivanova, Mr. N. Lanjev, Mr. B. Petrov, Mr. P. Tenchev, Mr. T. Troanski and Miss D. Zaprianova (all from Sofia, Bulgaria) as well as by two of us (P. Stoev and S. Golovatch). This collection covers much of the territory of this country (see Fig. 1) and happens to contain a number of taxa new either to science or to the Albanian list. In addition, several samples have allowed us to shed additional light on the status of some older taxa, resulting in some new synonymies.

All this has made it possible to review the entire diplopod fauna of Albania and adjacent areas and to compile a new checklist. As such a presentation does not lend itself to a separate historical treatment, all relevant references are given in the text and/or mentioned in the checklist.

The bulk of the material treated here, including all holotypes, have been deposited in the collection of the National Museum of Natural History in Sofia, Bulgaria (NHMS), with a few samples being retained for the Muséum national d'Histoire naturelle in Paris, France (MNHN), and the Zoological Museum of the State University of Moscow, Russia (ZMUM), as indicated hereafter.

TAXONOMIC PART

Order POLYXENIDA Lucas, 1840
Family POLYXENIDAE LUCAS, 1840

Polyxenus lagurus (Linnaeus, 1758)

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, 1550 m, 23.V.1993, 4 juv. (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov.
Lushnja District. Divjaka Natural Park, *Pinus halepensis* and *P. pinea* strand forest, under stones, 10.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

This trans-holarctic species has long been reported from Albania (Attems 1929). The samples at hand seem to belong to the bisexual race (M. Nguyen Duy-Jacquemin, personal communication).

Order GLOMERIDA Leach, 1815
Family GLOMERIDAE Leach, 1815

Onychoglomeris herzogowinensis (Verhoeff, 1898) (Fig. 2A-G)

MATERIAL EXAMINED. — **Sarandë District.** Ionian Coast, Dhërmi, 16.IV.1994, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Beshkov. — Between Dhërmi and Himarë, under stones, 3.V.1994, 2 ♂♂, 1 ♀ (NHMS); 2 ♂♂, 2 ♀♀ (ZMUM), leg. P. Stoev. — Himarë, 3-4.V.1994, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Stoev.
Vlorë District. Near Dukati, 450 m, leaf litter and under stones, 11.V.1995, 2 ♀♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Llogorasë Pass, S of Vlorë, 1025 m, under stones, 11.V.1995, 2 ♂♂ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Gjirokaster District. Gjirokaster, castle, under stones, 6.V.1994, 2 ♂♂, 3 ♀♀ (NHMS); 2 ♂♂, 2 ♀♀ (MNHN, Collection Myriapodes CC 068), leg. P. Stoev.

REMARKS

The species name has been misspelt since its original proposal (see history in Attems 1935, sub *hercegovinensis*). This species has been split into three subspecies: *O. h. herzogowinensis* (Verhoeff, 1898), from Croatia, Bosnia, Hercegovina and Montenegro, *O. h. media* Attems, 1935, from Albania, and *O. h. australis* Attems, 1935, from Epirus, Greece (Attems 1935). The abundant material at hand permits us, however, to question this division and we refer to *herzogowinensis* as a single, quite widespread and rather variable W Balkan species.

Indeed, size variations range from 13-24 mm in length and from 7-11 mm in width, with female typically somewhat larger than male. Coloration of the terga is usually blackish (regardless of the usual pale lateral and caudal margins), only very seldom pale red-yellowish-brown, with faint marbled markings sometimes visible in places, mostly antero-sublaterally on each tergite to only a very few postcollar terga. The thoracic shield is crossed by 1-2 striae. The male pygidium is usually distinctly concave/impressed transversely, though in one male from Gjirokaster it is almost as convex as in the female. On the other hand, such characters as the single stria across the collum as well as the delicately and densely punctu-

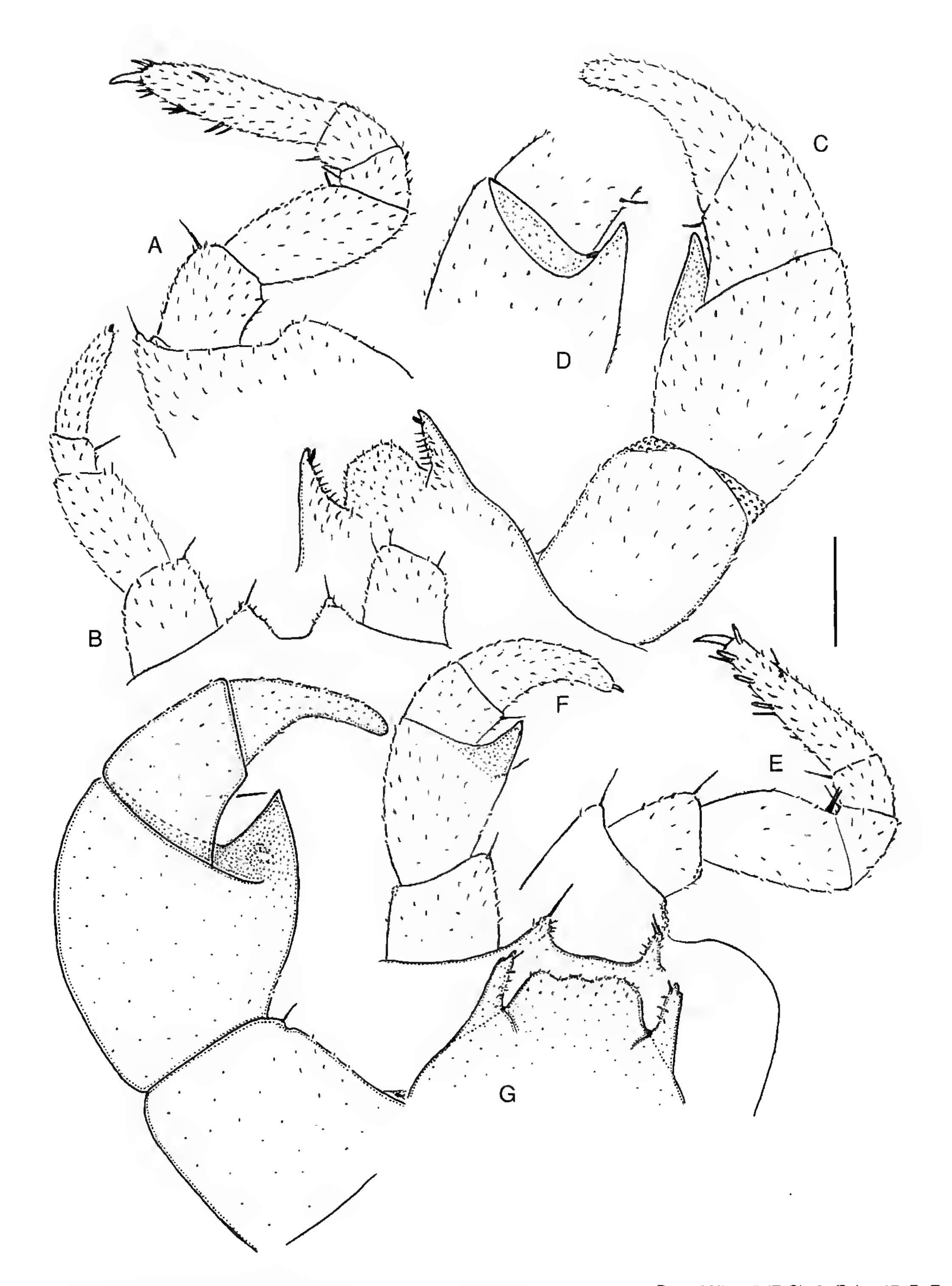


Fig. 2. — *Onychoglomeris herzogowinensis* (Verhoeff, 1898), ♂♂ from Dhërmi-Himarë (A-D) and Himarë (E-G): **A**, **E**, leg 17; **B**, **F**, leg 18; **C**, **G**, leg 19 (telopods), frontal view; **D**, femoral process of telopod, caudal view. Scale bar: 0.5 mm.

red pygidium appear stable, though pygidial punctuation is known to be missing in *h. herzogowinensis* (see Attems 1935).

The structure of the male legs 17 to 19 is also quite variable, *e.g.* the armature of tarsus 17 with spines and the outline of the external lobe of coxa 17 (though the latter is always low and inconspicuous) (Fig. 2A). The notch of syncoxite 18 ranges from broad (Fig. 2B) to very broad, sometimes even with a median knob. The median lobe of syncoxite 19 is more or less high and usually somewhat truncated (Fig. 2C), the inner femoral process is more or less prominent (Figs 2C, D).

The male from Himarë deserves special mention. Superficially, it represents an unquestioned *herzogowinensis*, yet its legpair 18 looks quite bizarre due to a conspicuous inner femoral process which strongly resembles that of the telopod proper (Fig. 2F). Both legpairs 17 and 19 look normal (Figs 2E, G). However, a closer examination of this specimen showed that its pygidium is abnormal, with an evident asymmetrical notch at the caudal margin. Moreover, the femoral processes on legpair 18 appear somewhat unequal, one of them being bifid. The median lobe of the telopod syncoxite is also slightly asymmetrical.

The coherent distribution pattern, the presence of only a single male exhibiting such a peculiar structure of legpair 18 (comparable among the Glomerida perhaps only with that of the Glomeridellidae) and, especially, the likely teratology, all this precludes us from creating a separate species for this specimen, regardless of its distinctive appearance.

Glomeris pulchra C. L. Koch, 1847

Material examined. — **Shkodër District.** Bogë, 1300 m, Maya Bridashit, 20.V.1993, 4 ♂♂, 5 ♀♀ (NHMS), 1 ♂, 1 ♀ (MNHN, Collection Myriapodes CC 095), 2 ♂♂, 1 ♀ (ZMUM), leg. P. Beron & B. Petrov. — Zogaj, artificial gallery, 13.IV.1994, 2 ♂♂, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Beshkov.

Remarks

All these samples display a colour pattern typical for the species concerned, with a pair of pale spots also on terga 5 to 7. This species (which includes numerous varieties - *e.g.* Attems 1929) has already been reported from Albania and the adjacent Balkan regions.

Glomeris pustulata Latreille, 1804

Glomeris norica vodnatensis (Verhoeff, 1926), syn. n.

Material examined. — **Rhëshen District.** Merkurth, under stones, 11.VI.1993, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov.

Remarks

The identities both of the above sample and the name *vodnatensis* itself are quite obscure. The latter was introduced as based on a single holotype male from Wodnata Peschtera Cave, in the Tzerovo area (Isker-Defile), N Bulgaria. It was initially described as a variety of *Glomeris norica* Latzel, 1884, a species which in turn was originally established as only a variety of *pustulata*! Verhoeff (1926) also mentioned another male taken from the same cave together with the holotype of *vodnatensis*, which he referred to as an "almost typical" *norica*. *G. n. vodnatensis* was said to differ by the body being entirely black, with traces of pale spots on the thoracic shield, pygidium and tergum 7, as well as by the thoracic shield bearing 1 + 2 striae. This strict syntopy alone casts doubt on the validity of *vodnatensis*, which perhaps explains why Verhoeff treated it as only a variety.

Yet Strasser (1966) promoted *vodnatensis* to full species status and even regarded the Bulgarian *G. pustulata diminuta* Attems, 1951, as its junior synonym. Latzel (1884) characterized his var. *norica* as differing from *pustulata* by the often considerably larger transverse-oval tergal spots, two crossing striae on the thoracic shield and a small but evident tubercle on the pygidium of both sexes. This knob is sometimes known to be absent from *pustulata*, its presence being more characteristic of *norica* (see Latzel, 1884).

The Albanian specimen at hand displays a somewhat elevated number of striae on the thoracic shield: 1 very small anterior + 1 complete + 3 incomplete posterior. Also, it has small reddish spots on all terga, a well-expressed caudal concavity but no tubercule on the pygidium. Yet considering the quite pronounced variation range in the size, colour and presence of pale spots on certain terga as well as in the number of striae on the thoracic shield, the presence of a knob on the pygidium, etc. (Latzel 1884; Attems

1959), coupled with the vast distribution of *pustulata*, ranging from NW Africa, the Iberian Peninsula and France in the west to the Balkans, Alps and Carpathians (with the adjacent plains of Germany, Poland, Hungary and Rumania) in the east, it seems better to attribute the above male to *pustulata*. In addition, this species has already been recorded in nearby Croatia and Slovenia, as well as in Bulgaria thus being new to the Albanian list.

Order CALLIPODIDA Bollman, 1893
Family DORYPETALIDAE Verhoeff, 1900

Dorypetalum trispiculigerum Verhoeff, 1900

MATERIAL EXAMINED. — **Sarandë District.** Ionian Coast, Borsh, under stones, 5.V.1994, 1 ♂, 1 juv. ♀ (NHMS); leg. P. Stoev.

REMARKS
Described from Corfu (= Kyrkera) by Verhoeff (1900) as a subspecies of *degenerans* (Latzel, 1884), the nominate form of which is currently known from Bosnia and Hercegovina, Serbia, Macedonia, and Rumania, *D. trispiculigerum* has since become treated as a separate species restricted to Corfu and Epirus, NW Greece (Strasser 1976). Moreover, Strasser (1976) noted certain variability in its gonopod structure, so the question arises as to whether this taxon is a junior synonym of the Bosnian *degenerans bosniense* (Verhoeff, 1897). A direct comparison of the types is thus desirable to solve this question. Our sample from Borsh, some 30 km from the terra typica, agrees very well with the original description and represents the first formal record of *trispiculigerum* in Albania.

Family SCHIZOPETALIDAE Verhoeff, 1909

Callipodella fasciata (Latzel, 1882)
(Fig. 3A, B)

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Theth, 800-900 m, 28.V.1993, 2 ♂♂, 2 ♀♀ (NHMS), leg. P. Beron (No. 556). — Bogë, 1000-1100 m. 5-9.VI.1993, 1 ♂, 1 ♀ (ZMUM), leg. P. Beron & B. Petrov. — Bogë, Maya Tchardakut, 1200-1400 m, 1.VI.1993, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron (No. 573). — Same locality, 1400-1800 m, 1.VI.1993, 1 ♀, 1 juv. ♀ (NHMS), leg. P. Beron (No. 562).

REMARKS
This Balkan (*s.l.*) species has already been reported from Albania (Attems 1929, 1959). New illustrations are presented here to depict its highly characteristic gonopod structure (Figs 3A, B).

Apfelbeckia wohlberedti Verhoeff, 1909
(Fig. 3C-E)

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, cave No. 25, 23.V.1993, 1 ♂, 2 ♀♀ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 555). — Hot region, Daic, Cave Kravenices, 12.XI.1991, 1 ♀, 1 juv. (NHMS), leg. N. Lanjev. — Same locality, 5.VI.1992, 4 ♂♂ (NHMS), leg. S. Beshkov. — Hot region, near Shkodër, Limac, cave, 100 m, 4.VI.1992, 4 ♂♂ (NHMS), leg. S. Beshkov. — Same locality, 6.VI.1992, 1 ♂ (NHMS), leg. S. Beshkov. — Zogaj, artificial gallery, 13.IV.1994, 1 ♂, 1 ♀ (NHMS), 1 ♂, 1 ♀ (MNHN, Collection Myriapodes F 040), 1 ♂, 1 ♀ (ZMUM), leg. S. Beshkov.

REMARKS
This very large species has hitherto been reported only from the north of Albania. Because the original illustrations presented by Verhoeff (1909) show only separate details of gonopod structure, new drawings have been made from a typotype to display an entire gonopod (Fig. 3C-E). Like the type series taken at Reçi, most of the new specimens are from caves, though the general appearance of the creature is definitely trogloxenic: it is darkly pigmented and with fully developed, black ocellaria.

Acanthopetalum (Acanthopelum) albidicolle
(Verhoeff, 1900)

MATERIAL EXAMINED. — **Sarandë District.** Ionian coast, Himarë, cave, middle part, 4.V.1994, 2 ♀♀, several juv. (NHMS), leg. P. Stoev.

REMARKS
Even with only male at hand, this species is easy to recognize, due to its characteristically pale col-

lum contrasting with the remaining dark body (Verhoeff 1900; Strasser 1970). Hitherto known only from Corfu, Greece, only some 40 km away from Himarë, this represents the first definite record of *albidicolle* in Albania. Strasser (1976) also reported it from Albania, but without mentioning any relevant material.

Acanthopetalum (*Petalysium*) *carinatum* (Brandt, 1840) (Fig. 3F-J)

Lysiopetalum comma Verhoeff, 1900, syn. n.
Lysiopetalum thessalorum Verhoeff, 1901, syn. n.
Lysiopetalum macedonicum Verhoeff, 1923, syn. n.
Lysiopetalum albanicum Verhoeff, 1932, syn. n.
Lysiopetalum comma janinense Verhoeff, 1932, syn. n.
Lysiopetalum thessalorum lychnitis Verhoeff, 1932, syn. n.

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, 1000-1100 m, 8-9.VI.1993, 1 ♀, 1 juv. ♀ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov. — Same locality, Maya Tchardakut, 1400-1600 m, 1.VI.1993, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Beron. — Theth, 800-900 m, 28.V.1993, 2 ♂♂ (NHMS), leg. P. Beron (No. 556).
Lushnja District. Divjaka Natural Park, *Pinus halepensis* and *P. pinea* strand forest, 10.V.1995, 2 ♂♂, 2 ♀♀, 4 juv. ♀♀, 1 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Rrëshen District. Merkurth, under stones, 11.VI.1993, 1 ♂ (ZMUM), leg. P. Beron & B. Petrov.
Vlorë District. Near Dukati, 450 m, under stones, 11.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Llogorasë Pass, S of Vlorë, 1025 m, strongly deteriorated *Pinus* stand, under stones, 11.V.1995, 1 ♀, 2 juv. ♀♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Sarandë District. Ionian coast, Dhërmi, 2.V.1994, 1 ♂, 3 juv. ♀♀, 3 juv. (MNHN, Collection Myriapodes F 006), leg. P. Stoev. — Same locality, dry small cavern, 2-20 m in length, 3.V.1994, 2 ♀♀ (NHMS), leg. P. Stoev. — Between Dhërmi & Himarë, under stones, 30.V.1994, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Stoev.
Gjirokaster District. Gjirokaster, castle, 6.V.1994, 1 ♂, 1 juv. ♀, 2 juv. (NHMS), leg. P. Stoev.
Korçë District. Pustec (Liqena), artificial gallery, 5.X.1994, 1 ♀, 1 juv. (NHMS), leg. P. Beron. — Same locality, Cave Gubilishtero (Sinkhole), 6.X.1994, 1 juv. ♀ (NHMS), leg. P. Beron & T. Ivanova. — Pustec 1 (Maligrad), 5.XI.1994, 1 ♀ (NHMS), leg. T. Ivanova. — Tren, Uikut Cave, 3.X.1994, 1 ♀, 5 juv. ♀ (NHMS), leg. P. Beron & T. Ivanova. — Lake Prespa, Maligradska peshtera Cave, 5.X.1994, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Beron & T. Ivanova.
Tirana District. Tirana, Botanical Gardens, under stones, 8.V.1995, 1 ♂, 1 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Mt. Dajti, 20 km NE of Tirana, 1000 m, *Fagus, Acer*, etc. forest, leaf litter, 9.V.1995, 1 ♂, 1 ♀, 1 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Librazhd District. Above Prenjas, 750 m, scrub on slope, 7.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Permet District. Petrani, complex of artificial galleries, 300 m, 12.V.1995, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

The taxa listed in the synonymy have hitherto been referred to either as the *carinatum*-group (*cf.* Hoffman 1972) or as *Petalysium* Strasser, 1976, the latter as an independent subgenus as opposed to the remaining *Acanthopetalum* s. str. (see Strasser 1974; designation of *carinatum* as the type species in Strasser 1976). Characterized first of all by the presence of a peculiar process (U in Fig. 3F-J) on the gonopod femorite, this group seems fairly homogeneous and is also easily distinguished by the gonocoxal processes crossing each other *in situ*, the gonopod prefemur and femur combined being much longer than the acropodite, and the sternal triangles between the male legpairs 8 and 9 strongly swollen (*cf.* Strasser 1974). Yet, this group has been plagued by nomenclatural problems ever since the description of *Lysiopetalum carinatum*.
Brandt (1840) described his *carinatum* very poorly from some unspecified material from Dalmatia. Later, Latzel (1884) provided not only a fine catalogue, a fine redescription and proper illustrations of gonopod morphology, based on topotypes, but he even indicated the exact provenance of Brandt's type samples. Verhoeff (1923) also studied a good number of additional topotypes (some of which, all females, are housed in the MNHN collection), providing further illustrations of gonopod structure and comparing it with those of some especially closely related taxa. As a result, the identity of *carinatum* can be considered as fixed with a fair degree of certainty. What strikes one immediately, when studying and comparing the relevant literature and drawings, is the fact that all above Verhoeffian taxa differ vir-

tually solely in the degree of expression of the gonofemoral uncus (U). In *albanicum* and *thessalorum*, U is almost straight, while in *carinatum*, *macedonicum* and, especially, *comma* it is strongly unciform (*cf.* Verhoeff 1932, sub *oncos*). At first, even Verhoeff (1899, 1909) lumped all his samples deriving from Bosnia, Hercegovina, Dalmatia and Albania under *carinatum*, as did

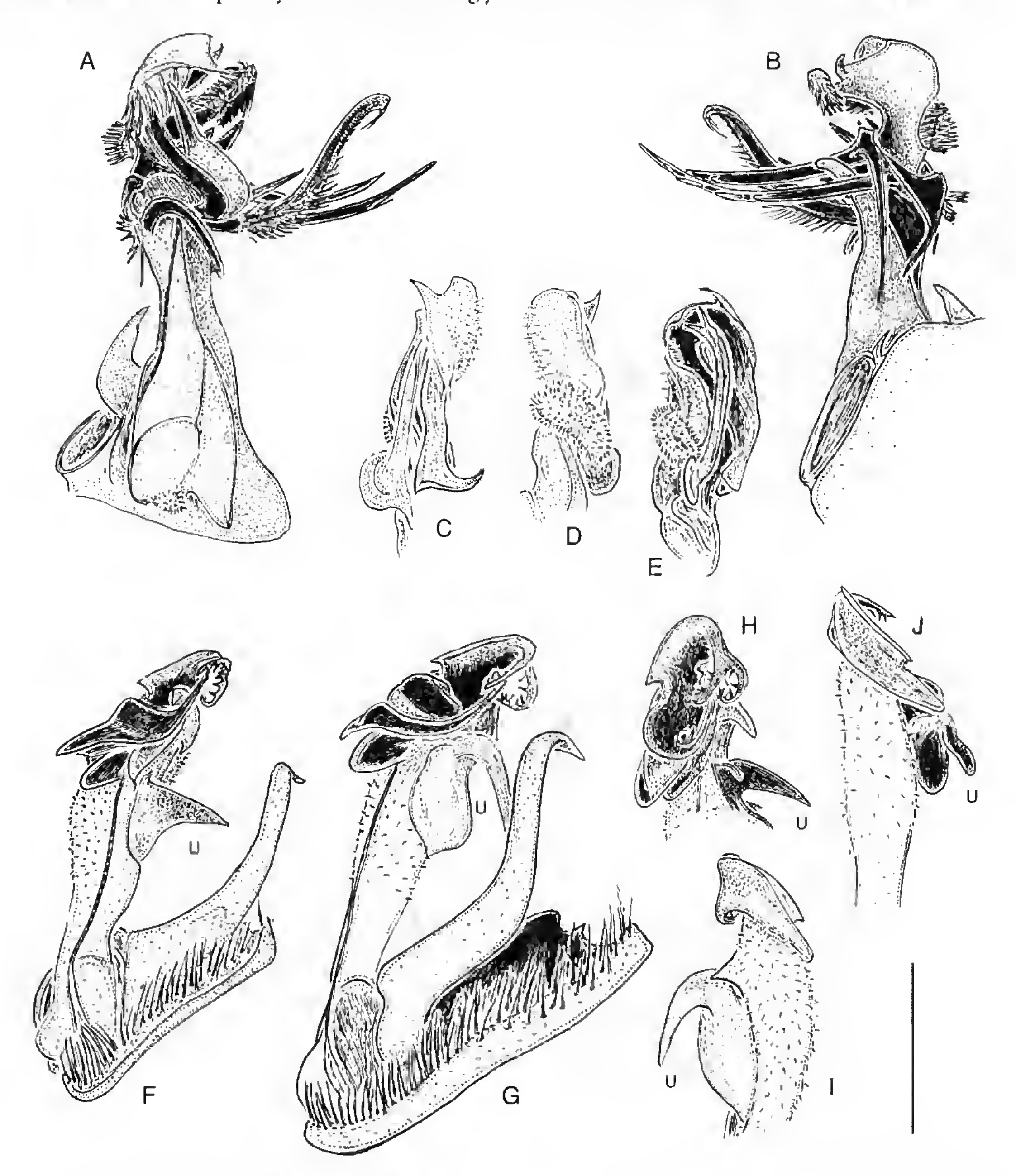


FIG. 3. — Gonopods of *Callipodella fasciata* (Latzel, 1882), ♂ from Theth (**A-B**); *Apfelbeckia wohlberedti* Verhoeff, 1909, ♂ from near Bogë (**C-E**), and *Acanthopetalum carinatum* (Brandt, 1840), ♂♂ from Merkurth (**F**, mesal view) and Dhërmi (**G-J**, various aspects). Scale bar: 1.0 mm (A, B, F-J) and 2.0 mm (C-E).

Manfredi (1945) for her few Albanian specimens of *Acanthopetalum* (also sub *Lysiopetalum*). Having revised most of the relevant types, Hoffman (1972) questioned the status of *albanicum*, thinking it might even represent the same population as *lychnitis*, stressing that both taxa scarcely differ from *thessalorum*. Besides, Strasser (1976) suggested that *janinense* would be better regarded as a variety, rather than as a subspecies of *comma*.

All available evidence, including the material at hand, leads to the conclusion that we in fact face only a single variable species, *carinatum* by priority. Hence the above new synonyms. Variations mainly concern body size and, especially, the shape of U, the latter ranging from relatively small and straight (*e.g.* var. *albanicum*) to particularly large and strongly curved (var. *comma*). Figure 3F-J shows almost the entire known variation range of U shapes.

Contrary to Hoffman (1972), who believed in a north-south gradient in size increase of the gonofemoral process, there seems to be no coherent pattern in the distribution of U shapes, except that they are relatively constant micro- rather than macrogeographically. This is evident from the Albanian samples alone. Thus, in the north (*e.g.* at Bogë), U resembles that depicted by Verhoeff (1932) for *thessalorum lychnitis* or *comma*, only a little longer and more strongly curved. At neighbouring Theth, U is even longer. On the other hand, at Merkurth (Fig. 3F), Divjaka and some other places, U is more or less simple and triangular, displaying a condition somewhat intermediate between *thessalorum*, which is known also from Valona (Vlorë), Albania, and Macedonia, and *albanicum*, which has also been reported from Albania and Macedonia. At Dhërmi (Figs 3G-J), U is S-shaped, much as in *comma*, which has hitherto been recorded only in Epirus and Corfu, and *macedonicum*, the latter known from Macedonia within both ex-Yugoslavia and Greece. In the south of Albania, at Gjirokaster or Petrani, U is again *thessalorum*-like.

Of course, to distinguish populational/microgeographical variability from the individual one, has more materials to be collected and considered throughout the *Petalysium/carinatum* range. This remains a challenge for future investigations.

Ecologically, this also seems to be a quite homogeneous group, which is not present in caves, except by chance (trogloxenic, see Strasser 1974). As regards the geographical distribution of *carinatum*, it is quite vast and coherent, being confined mainly to the western part of the Balkan region and ranging from the Rijeka Gulf, Slovenia, in the north down to Corfu and Epirus, Greece, in the south (see Strasser 1974), also being recorded in Macedonia as well as in Bulgaria (Ceuca 1973).

Acanthopetalum subpatens n.sp.
(Fig. 4)

MATERIAL EXAMINED. — **Leskoviku District.** Cave on the road Permet-Leskoviku, 5 km before Leskoviku, 900 m,12.V.1995, holotype ♂ (NHMS), leg. P. Stoev & B. Petrov; paratypes together with holotype: 2 ♂♂, 1 ♀ (NHMS); 1 ♂, 1 ♀ (MNHN, Collection Myriapodes F 015), 1 ♂, 1 ♀ (ZMUM). — Same locality, 1.VI.1994, 3 ♂♂, 1 juv. ♂ (NHMS), leg. T. Ivanova.

ETYMOLOGY. — Name emphasizes the especially close relationship with *patens*.

DIAGNOSIS

By its bifid solenomerite and the somewhat serrate outer margin of its tibiotarsus, *subpatens* approaches *furculigerum* Verhoeff, 1901, from Crete, with the very closely related species or even subspecies *patens* Strasser, 1973, described from Epirus, Greece, and *albidicolle* Verhoeff, 1900 (see above). However, it differs from these in the generally smaller body size (less than 45 mm in length, lesser number of body segments (45 *vs* 46), shape of the male coxa 7; as well as in the lack of gonopod process ha (*sensu* Strasser 1973, 1976), present in *furculigerum* s.l. (see review by Strasser 1976), and from *albidicolle* by the dark collum and some minor details of gonopod structure (see Verhoeff 1900).

DESCRIPTION

Length of adults 32-42 mm, width 2.0-3.0 mm, regardless of the sex; length of holotype c.42 mm, height of midbody somite 3.0 mm, width 2.8 mm. Most often forty-five body segments, only rarely forty-four (one female).

Coloration in alcohol pale to rather dark grey-brown-reddish, delicately marbled, with a rather indistinct, small, rounded, pale yellowish to reddish spot anteroventrad of ozopores, also with a similar but even smaller, subtriangular, dorsomedian spot at bottom of a shallow suture between pro- and metazona. Axial line poorly visible, sometimes slightly paler than background. Head and antennae darker, brown, vertex and genae especially strongly marbled; eye patches blackish. Both front and caudal ends a little darker than the rest of body. Sometimes caudal margin of metazona narrowly blackish. Legs yellowish to reddish. Juvenile particularly pale.

Ocelli rather poorly convex yet evident, arranged in rows of 7 + 7 + 7 + 6 + 5 + 4 + 3 + 2 + 1 in adults. Frons densely serose, very strongly flattened and even slightly concave (male) or faintly convex (female). Antennae long, slender, *in situ* surpassing somite 5 (male) or 4 (female). Body segments slightly compressed laterally. Collum and somite 2 costulate only laterally, virtually smooth dorsally. Subsequent somites typically densely costulate all over circumference, midbody metazona with forty-eight evident ribs, prozona distinctly striate/ribbed, only suture in between smooth. Surface dull. Tergal setae dorsal and dorsolateral in position, relatively short, *ca.* one third as long as metazonital length only on a few anteriormost and posteriormost terga, in-between even shorter, often abraded; pattern as 6 + 6 or 5 + 5 on collum and somites 2-4 in a single median row, alternatively 3 + 3 and 3 + 3 on somites 5 and 6 in two rows (one closer to suture, the other near caudal margin), thereafter 6-7 + 6-7 in a single caudal row. Ozopores small but evident, starting from somite 5, each opening behind a small knob.

Legs relatively long, about as long as midbody height, especially densely setose ventrally, with

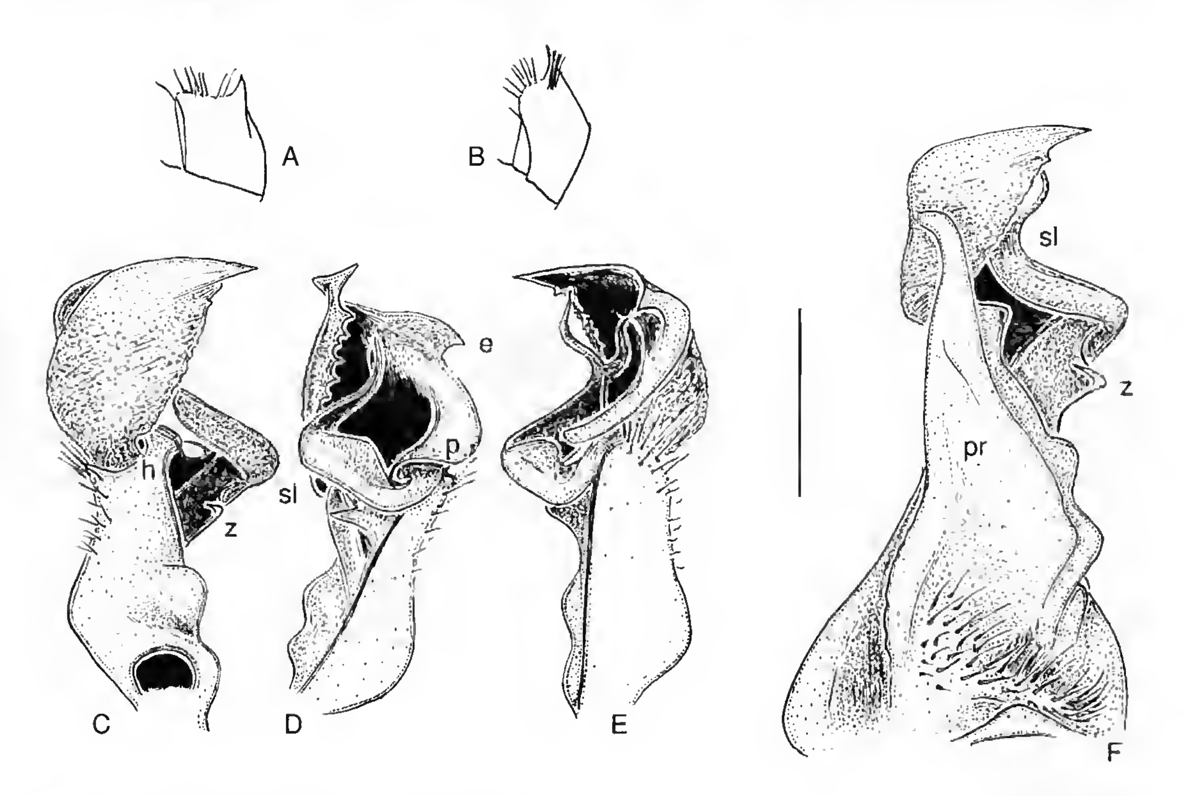


FIG. 4. — *Acanthopetalum subpatens* n.sp., ♂ paratype: **A**, coxa 6, caudal view (drawn not to scale); **B**, coxa 7, caudal view (drawn not to scale); **C-F**, gonopod, various aspects. Scale bar: C-F, 0.5 mm.

ventral brushes on male tibiae and pretarsi until about posterior 1/3 of the body, gradually thinning out thereafter; male coxae 3-6 each with a distinct ventromedian tooth (Fig. 4A), male coxa 7 with a very low, rounded lobe before a similar tooth (Fig. 4B); male postgonopodal prefemora each with a distinct laterobasal swelling.

Gonopods (Fig. 4C-F) typical for the genus, coxal process (pr) not acuminate, solenomerite (sl) bifid, tooth (z) at its base small, tibiotarsus slightly striate mesally and serrate at incurved outer margin, tooth (e) strong but short, process (h) short and blunt, fold (p) gently rounded.

Acanthopetalum sp. inder.

Material examined. — **Librazhd District.** Between Hotolisht and Librazhd, 300 m, scrub, gravel, under stones and bark, 7.V.1995, 5 ♀♀, 1 juv. ♀, of two distinct colour patterns (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Above Prenjas, 750 m, scrub on slope, 7.V.1995, 1 ♀, 1 juv. ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Shkodër District. Alpet Mt. Rhadohimës, 1900-2200 m, 28.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron.

Remarks
In the absence of adult male, these samples could not be identified to species.

Order CHORDEUMATIDA C. L. Koch, 1847
Family Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899

Anamastigona albanensis n.sp.
(Figs 5, 6)

Material examined. — **Tirana District.** Petrela, *c.*15 km SE of Tirana, 350 m, scrub, ruins, under stones, 9.V.1995, holotype ♂ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov; paratypes together with holotype: 2 ♂♂, 1 ♀ (NHMS), 1 ♂ (MNHN, Collection Myriapodes DA 254), 1 ♂ (ZMUM).

Etymology. — Name emphasizes the fact that this is the first species of this genus to be reported from Albania.

Diagnosis
Differs from congeners mainly by particularities in the gonopods and paragonopods structure, especially the median piece of the former and the telopodite of the latter.

Description
Body with thirty segments in both sexes. Head, collum, telson and metazona brown, with a pair of somewhat paler small dorsal spots between macrochaetae; prozona grey; genae and distal halves of legs pale brown; basal halves of legs pale.

Measurements (in mm) and number of ocelli:

	Length	Horizontal diameler	Vertical diameler	Length of antenna	Ranks of ocelli
♂ holotype	11	0.95	0.85	1.6	7 (1234321)
♂ paratype	11.5		0.80	1 4	6 (123432)
♂ -	12		0.75	1.3	6 (223432)
♂ -	11		1	1.7	6 (123432)
♂ -	11.5		0.90	1.55	5 (12343)
♀ -	12.5		1.05	1.75	7 (1234321)

Vertex regularly convex in both sexes; antennae rather slender, antennomere 6 *c.*6 times as long as wide; gnathochilarium with a transversely divided mentum; cheeks globular. Eye patches black, triangular, each with a reduced number of ocelli (13-16) arranged in 5-7 rows.
Collum semi-lunar, with a moderately strongly concave posterior margin and 3 + 3 short macrochaetae (half as short as those on midbody segments). Dorsum slightly convex. Metatetga (Fig. 5) from each side with two little dorsolateral swellings neatly separated by a lateral longitudinal sulcus (q). Latter oblique, lying dorsad frontally and more ventrad caudally, separating lateralmost (and most convex) boss which supports on its dorsalmost part (adjacent to sulcus) both external macrochaetae, anterior and posterior, from medianmost boss. Latter poorly convex, subcircular in shape, lentiform, lying rather far from axial suture and supporting a median macrochaeta by its anteromedian part. Macrochaetae long and arched; median one a little longer than others, almost half as long as total width of metazonite. Distance between

median macrochaeta and axial line about twice as great as that between it and anterolateral macrochaeta, and almost 4 times as great as that between both external macrochaetae, angle being 110-120°. Telson without particulars. Walking legs a little longer than vertical diameter of a midbody somite.

Male

Male pregonopodal legs (pairs 3-7) clearly incrassate due to prefemora and femora as compared to others, tarsi particularly long and slender (Fig. 6A, C). Tarsal papillae absent. Coxal glands present on male pairs 10 and 11 (Fig. 6B, C), coxa 11 with a peculiar distoventral process.

Gonopods (Fig. 6D-G) rather strongly differing in structure from those observed in other fifteen congeners known to date: unpaired part (v) very strongly reduced to a small, simple, barbed, trapeziform lobe flanked by two robust, elongated and arched processes. Anterior process (a) a little longer, more external, bearing a basal spur (r), slightly denticulate in its distal one third on caudal side. Posterior process (b) arising laterobasally of (v), subdivided distally into arched spinulations. Both processes (a) and (b) apparently closely attached to each other normally, each with an apical hyaline lobe more or less serrate at margin. More basally, process a supplied with a laterobasal tooth (remnant of telopodite) (t), and process b, flanked by a large, well-visible, caudal lobe (u). All these elements placed on a large sternum, frontally carrying a pair of swellings (s) partly masking spurs r of process a.

Paragonopods (Fig. 6H) quite typical for the genus, having two paramedian, membranous processes and two long, arched, lateral arms, but strongly resembling *Bulgarosoma crucis* Strasser, 1960, in having no traces of a telopodital knob (only pigmented spots in its stead), and in the presence both of a hyaline rectangular lamella at its three quaters extent and denticulations on the internal side of its distal one quater extent.

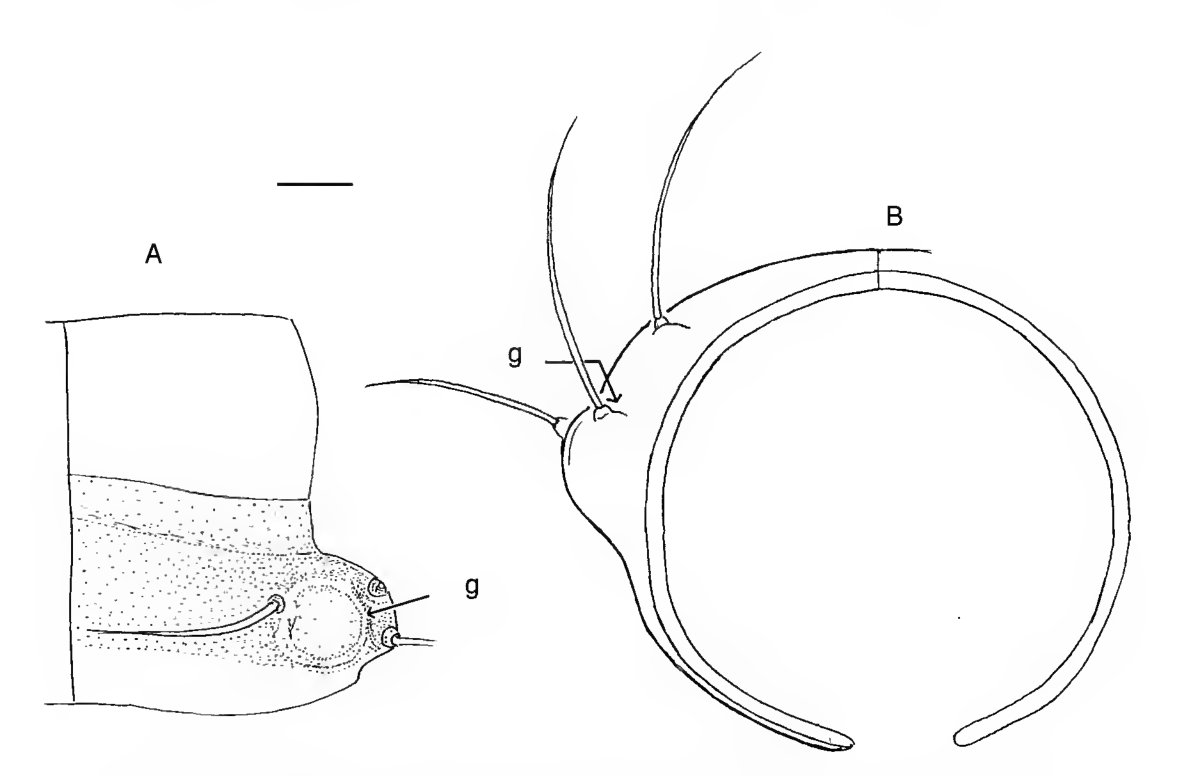
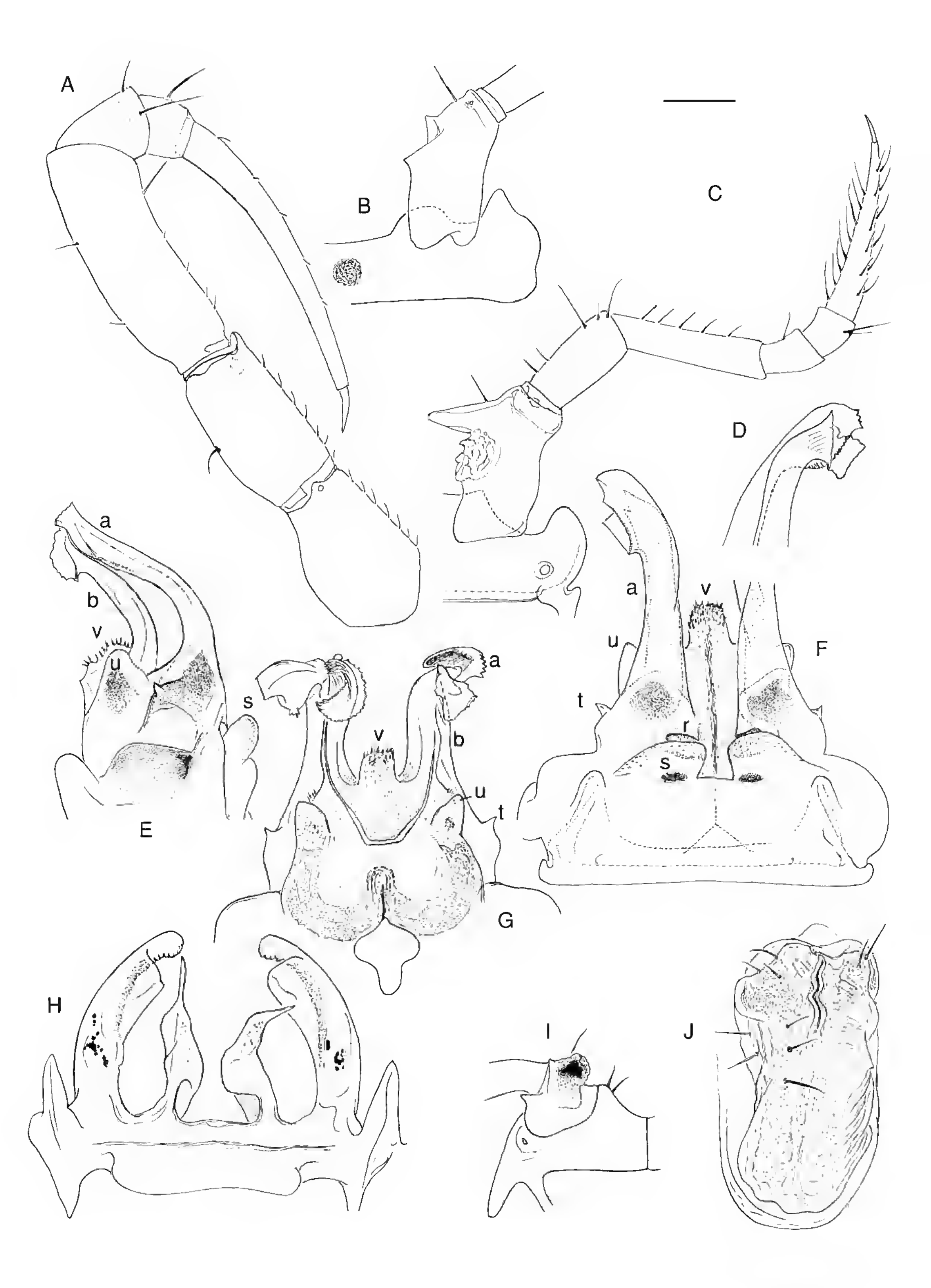


Fig. 5. — *Anamastigona albanensis* n.sp., ♂ holotype, somite 15, **A**, dorsal view; **B**, frontal view. Scale bar : 0.1 mm.


A
B
C
D
a
b
v
u
s
E
a
v
b
u
t
G
a
v
u
F
t
r
s
H
I
J

Female
Coxa 2 (Fig. 6I) with an evident glandular outgrowth distoventrally.
Vulvae of Anthroleucosomatidae *s.l.* have hitherto been illustrated only very seldom (*Persedicus martensi* Mauriès, 1982, from Iran and Talysh Mts, Azerbaijan, and *Haasia largescutatum* (Strasser, 1935), from Slovenia), and never in the genus *Anamastigona*. Figure 6J shows the right vulva of the sole female at hand. Bursa typical for Chordeumatida, *i.e.* strongly elongated, valves symmetrical, pilosity very strongly reduced, with only a few setae sparsely dispersed on external valve and, especially so, only retained anteriorly on internal valve. Ampulla and suture visible mostly anteriorly, outlined by sinuous lips/contours. Operculum poorly emarginate distally.

REMARKS
The Anthroleucosomatidae *s. str.* as we conceive of it, consists of three groups of genera, each group probably warranting the recognition of a separate subfamily. The first is composed of *Alloiopus* Attems, 1951, *Persedicus* Mauriès, 1982, and *Ghilarovia* Gulicka, 1972; the second of *Anthroleucosoma* Verhoeff, 1899, *Heteranthroleucosoma* Ceuca, 1964, and *Dacosoma* Tabacaru, 1968; and the third of *Anamastigona* Silvestri, 1898, *Bulgarosoma* Verhoeff, 1926, *Caucaseuma* Strasser, 1970, *Adshardicus* Golovatch, 1981, and *Ratcheuma* Golovatch, 1985. The latter two Caucasian genera may well prove to be junior synonyms of *Caucaseuma*, but this problem seems better deferred until the extremely rich anthroleucosomatid fauna of the Caucasus is more fully described. On the other hand, the allocation of *Bulgardicus* Strasser, 1960, to this family is doubtful (*cf.* Hoffman 1980).
We here interpret *Anamastigona* in a somewhat broader sense than Hoffman (1980), adding also *Paraprodicus* Verhoeff, 1940, a taxon heretofore considered as a separate genus, to the list of its synonyms or subgenera (together with *Antrodicus* Gulicka, 1967, *Balkandicus* Strasser, 1960, *Hellasdicus* Verhoeff, 1940 and *Osmandicus* Strasser, 1960).

FIG. 6. — *Anamastigona albanensis* n.sp., ♂ holotype (A-H) and ♀ paratype (I-J): **A**, leg 7; **B**, coxa 10, caudal view; **C**, leg 11, caudal view; **D-G**, gonopods (P.8), mesocaudal (of anterior and posterior processes), lateral, oral, caudal views, respectively; **H**, paragonopods (P.9), oral view; **I**, ♀ coxa 2; **J**, vulva, ventral view. Scale bar: 0.1 mm.

Anamastigona (?) sp.

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, 1000-1100 m, 5-9.VI.1993, 1 juv. ♀ (28 segm.) (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 581).
Tirana District. Mt. Dajti, *c.*20 km NE of Tirana, 1000 m, *Fagus*, *Acer*, etc. forest, leaf litter and under bark, 9.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS
In the absence of adult male, this material could not be identified to species. Even its generic attribution of the juvenile is doubtful, while the female seems to represent *albanensis*.

Melogona broelemanni Verhoeff, 1897

MATERIAL EXAMINED. — **Tirana District.** Mt. Dajti, *c.*20 km NE of Tirana, 1000 m, *Fagus*, *Acer*, etc. forest, leaf litter and under bark, 9.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS
This Balkan-Carpathian species has already been reported from Albania (Attems 1929).

Chordeumatida gen.sp.?

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, upper camp, 1900 m, 22.V.1993, 1 juv. ♂ (28 segm.) (NHMS), leg. P. Beron. — Same locality, cave No. 25, 23.V.1993, 8 ♀♀, 3 juv. (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 577).

REMARKS
In the absence of adult males, this large, depigmented, probably troglobitic species could not even be identified to family. Apparently, it represents a new anthroleucosomatid genus and species still to be described from already available males deriving from the same area (W. A. Shear, pers. comm.).

Order POLYDESMIDA Leach, 1815
Family POLYDESMIDAE Leach, 1815

Brachydesmus herzogowinensis Verhoeff, 1897

MATERIAL EXAMINED. — **Leskoviku District.** Cave on the road Permet-Leskoviku, 5 km before Leskoviku, 900 m, 12.V.1995, 1 ♂, 4 ♀♀, 40 juv. (NHMS), 1 ♂, 1 ♀, 10 juv. (MNHN, Collection Myriapodes JC 296), 1 ♂, 2 ♀♀, 10 juv. (ZMUM), leg. P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

Somewhat misspelt since its original description, either as *hercegovinensis* or as *herzegowinensis*, this species has hitherto been reported from Albania, Montenegro and Cherso (see Attems 1959). However, as the earlier record by Attems (1929) referred to Hercegovina and Montenegro (see also Strasser 1976), the above is the first confirmed discovery of *B. herzogowinensis* in Albania proper. Numerous "subspecies" of *herzogowinensis*, the validity of which is highly doubtful, have since been described, notably from Bulgaria, Serbia, Croatia and Slovenia. Hence the range of this species covers much of the Balkan Peninsula.

Brachydesmus (?) sp.

MATERIAL EXAMINED. — **Sarandë District.** Ionian coast, Borsh, under stones, 5.V.1994, 3 juv. ♂♂ (subadults, 18 segm.) (NHMS), leg. P. Stoev.
Shkodër District. Bogë, 1000-1100 m, 5-9.VI.1993, 1 juv. ♂ (18 segm.) (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 581). — Alpet Mt. Rhadohimës, 2200-2400 m, 29.V.1993, 2 ♀♀ (19 segm.) (NHMS), leg. P. Beron (No. 599).

REMARKS

In the absence of adult male, no closer identification could be possible.

Polydesmus herzogowinensis Verhoeff, 1897

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, Maya Tchardakut, 1200-1400 m, 1.VI.1993, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron.
Leskoviku District. 5 km from Leskoviku, 1.VI.1994, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Tenchev.

REMARKS

This Balkan species has already been recorded in Albania (Attems 1929), yet almost always misspelt since the original description (Verhoeff 1897), mostly either as *hercegovinensis* or *herzegowinensis*. Also, there might be a nomenclatorial problem if *Brachydesmus* is formally treated as a subgenus of *Polydesmus* (*e.g.* Hoffman 1980), because in the same paper, Verhoeff (1897) also described a *Brachydesmus herzogowinensis* (see above). If merged under a single genus, one of these species would have to be renamed to avoid homonymy and conform to the rules of priority. For the time being, however, we prefer to keep both names concerned in separate genera.

Polydesmus mediterraneus oertzeni
Verhoeff, 1901

MATERIAL EXAMINED. — **Tirana District.** Tirana, Botanical Gardens, 8.V.1995, 1 ♂ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

This east Mediterranean subspecies ranges from the Balkan Peninsula in the west to the Crimea, W Caucasus and W Anatolia in the east, and seems to have already been recorded in Albania sub *mediterraneus* Daday, 1890 (Manfredi 1945).

Polydesmus (?) sp.

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Above Bogë, 1500 m, 18.VI.1994, 1 juv. ♀ (NHMS), leg. T. Troanski.
Sarandë District. Ionian coast, Dhërmi, under stones, 2.V.1994, 2 juv. (NHMS), leg. P. Stoev.

REMARKS

In the absence of adults, it has been impossible to determine these samples to species.

POLYDESMIDAE gen. sp.

MATERIAL EXAMINED. — **Sarandë District.** Ionian coast, Dhërmi, 100 m, leaf litter, 11.V.1995, 5 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Librazhd District. Between Hotolisht and Librazdh, 300 m, scrub, gravel, under stones and bark, 7.V.1995, 1 ♀ (20 segm.) (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

Remarks

In the absence of adult males, it has been impossible to identify these samples to species or even genus.

Family Paradoxosomatidae Daday, 1889

Metonomastus petrelensis n.sp.
(Fig. 7)

Material examined. — **Tirana District.** Petrela, *c.*15 km SE of Tirana, 300 m, artificial galleries near road, 9.V.1995, holotype ♂ (NHMS), leg. P. Stoev & B. Petrov; paratypes together with holotype: 6 ♀♀ (NHMS), 1 ♂, 2 ♀♀ (MNHN, Collection Myriapodes JA 123), 1 ♂, 2 ♀♀ (ZMUM).

Etymology. — Name derived from Petrela, the type locality.

Diagnosis

Differs from congeners by the gonopods consisting of two long, slender, subequal branches, of which the solenomerite is unciform apically, and the tibiotarsus is particularly simple (see also key below).

Description

Body with nineteen segments in both sexes. Female considerably larger than male. Length of male 5.65 mm (holotype), of females 6.90-7.85 mm; female dimensions as follows: length 7.80 mm, width of head 0.70 mm, length of antennae 1.25 mm, width of collum 0.52 mm, width of somite 10 0.70 mm on metazonite, 0.65 mm on prozonite.

Habitus usual for the genus, body pallid throughout, slender and moniliform. Pore formula normal (5,7,9,10,12,13-17).

Head globular, a little broader than metaterga (0.60 mm in holotype), covered with sparse, unequal setae. Antennae medium-sized (1.2 mm in holotype), length ratios of antennomeres 3 > 2 = 6 > 5 = 4 < 7 > > 8, the sixth being widest, subcylindrical and 1.5 times as long as

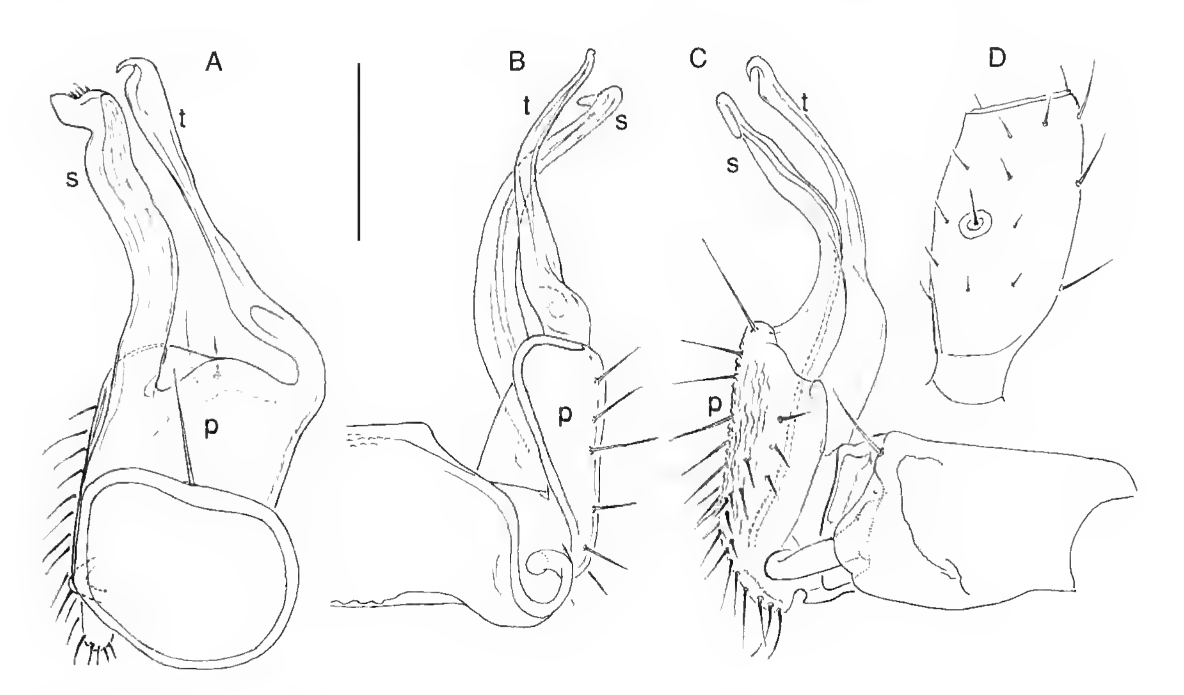


Fig. 7. — *Metonomastus petrelensis* n.sp., ♂ holotype: **A-C**, right gonopod, oral, lateral, and mesal views, respectively; **D**, femur 4, ventral view. Scale bar: 0.1 mm.

wide; antennomeres 2, 3 and 4 distinctly claviform. Collum a little narrower, 0.45 mm in width.
Metaterga (width 0.55 mm in holotype) with surface very delicately shagreened. Paraterga poorly developed, lateral margin regularly arched in dorsal view, always with three setae; dorsal surface convex, with moderate pilosity arranged in two rows, both consisting of 4 + 4 thin and short setae (paratergal setae included). An incomplete row, comprising 1 + 1 or 2 + 2 similar setae laterally, also located a little in front of marginal row. Ozopores placed at posterior angle of paraterga. Telson as usual for the genus.

Pregonopodal legs without particulars, except femur 4 with a trichobothrium-like seta on ventral side (Fig. 7D).

Gonopods (Fig. 7A-C) relatively slender, suberect. Prefemur a subquadrate plate (in oral or caudal view), flattened, oral surface setose. Postfemoral region consisting of only two branches, both simple, slender and arched: solenomerite (s), mesal in position, indistinctly sinuous and spinulose distally, a little more robust and shorter than the particularly slender, apically unciform tibiotarsal branch (t) proper.

REMARKS

The genus *Metonomastus* Attems, 1937 (= *Microdesmus* Verhoeff, 1901, *nom. praeoccup.*, see Jeekel 1970), has hitherto been known to comprise nine species or subspecies scattered from (mainly) Italy in the west to Anatolia in the east. Only a few appear to be cavernicolous, *petrelensis* obviously being one of these. Long reported also from Bosnia and Hercegovina, as well as from Greece, this genus is here recorded in Albania for the first time.

GONOPOD-BASED KEY TO DISTINGUISH *petrelensis* FROM ITS RELATIVES

1. Gonopod prefemur suboval and considerably shorter than postfemoral elements .... *M. albus* (Verhoeff, 1901): Bosnia and Hercegovina

— Prefemur subquadrate and about as long as postfemoral elements 2

2. Three postfemoral elements .... *M. strasseri* Hoffman *et* Lohmander, 1968: Turkey
.... *M. strasseri atticus* Strasser, 1974: Greece

— Two postfemoral elements 3

3. Postfemoral elements of two subequal, slender and sinuate branches ....
.... *M. petrelensis*: cave in Albania

— Postfemoral elements stouter, not equal in length/width ....
.... *M. hirtellus* (Silvestri, 1903): Umbria (Italy)
.... *M. capreae* (Verhoeff, 1942): Capri (Italy)
.... *M. patrizii* Manfredi, 1950: cave in Umbria (Italy)
.... *M. romanus* (Verhoeff, 1951): Latium (Italy)
.... *M. mariae* (Strasser, 1965): cave in Abbruzzi Mts (Italy)

The male of *M. bosniensis* (Verhoeff, 1901), is unknown.
Microdesminus saetosus Strasser, 1960, from Italy, differs readily from *Metonomastus* by its abundant tergal pilosity and gonopod structure, the latter, due to two unequal branches of the tibiotarsus, resembling certain *Polydesmus*.

Order JULIDA Leach, 1815
Family BLANIULIDAE C. L. Koch, 1847

Nopoiulus kochii (Gervais, 1847)

MATERIAL EXAMINED. — **Lushnja District.** Divjaka Natural Park, *Pinus halepensis* and *P. pinea* strand forest, litter and under stones, 10.V.1995, 4 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS
This ubiquitous anthropochore has long been reported from Albania (Attems 1959), though without exact provenance.

Family JULIDAE Leach, 1815

Leptoiulus macedonicus (Attems, 1927)

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Above Bogë, Alpet Mt. Rhadohimës, 2400-2550 m, 29.V.1993, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Beron.
Tirana District. Mt. Dajti, *c.*20 km NE of Tirana, 1000 m, *Fagus*, *Acer*, etc. forest, litter and under stones, 9.V.1995, 1 ♂ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS
This species has hitherto been known only from Macedonia (Attems 1927, 1929), the above being the first definite record of *macedonicus* in Albania. Strasser (1976) also reported it from Albania, yet mentioning no relevant material.

Leptoiulus trilineatus (C. L. Koch, 1847)

MATERIAL EXAMINED. — **Librazhd District.** Between Hotolisht and Librazhd, 300 m, scrub, gravel, under stones and bark, 7.V.1995, 2 juv. ♀♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Above Prenjas, 750 m, scrub on slope, 7.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Tirana District. Mt. Dajti, *c.*20 km NE of Tirana, 1000 m, *Fagus*, *Acer*, etc. forest, leaf litter and under stones, 8.V.1995, 1 ♂, 2 juv. ♂♂, 1 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Lushnja District. Divjaka Natural Park, *Pinus halepensis* and *P. pinea* strand forest, 10.V.1995, 24 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Vlorë District. Near Dukati, 450 m, leaf litter, 11.V.1995, 2 ♂♂, 14 ♀♀, 34 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Sarandë District. Ionian coast, Dhërmi, under stones, 2.V.1994, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Stoev. — Same locality, 100 m, leaf litter, 11.V.1995, 1 ♀, 1 juv. ♂, 21 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Leskovik District. 5 km from Leskovik, 1.VI.1994, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Tenchev.

REMARKS
This Alpine-Balkan-Carpathian (*s.l.*) species has long been reported from Albania (Attems 1929), where it appears to be quite common.

Leptoiulus sp.

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, Maya Tchardakut, 1200-1600 m, 1.VI.1993, 2 ♀♀, 2 juv. ♂♂, 3 juv. ♀♀ (NHMS), leg. P. Beron. — Above Bogë, Alpet Mt. Rhadohimës, 2400-2550 m, 29.V.1993, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron (No. 578).

REMARKS
In the absence of adult males, these samples could not be identified to species.

Typhloiulus beroni n.sp.
(Fig. 8)

MATERIAL EXAMINED. — **Korçë District.** Pustec (Liqena), artificial gallery, 5.X.1994, holotype ♂ (NHMS), leg. P. Beron; paratypes together with holotype: 2 ♂♂, 2 ♀♀, 1 juv. ♀, 1 juv. (NHMS), 2 ♂♂ (MNHN, Collection Myriapodes FB 070), 2 ♂♂ (ZMUM).

ETYMOLOGY. — Name honours Dr. Petar Beron, who collected this (and many other) species.

DIAGNOSIS
Differs from congeners by a peculiar combination of non-modified mouthparts, unciform epiproct, and certain details of gonopod structure (see also remarks below).

DESCRIPTION
Body of adults with forty-five (four apodous) to fifty-five (two apodous) segments, excluding telson, in male, and fifty-two (two apodous) and fifty-five (two apodous) segments, excluding telson, in females. The largest juvenile female with forty-six (five apodous) segments, excluding telson. Holotype with fifty-three (three apodous) segments, excluding telson. Length usually 25-26 mm regardless of the sex, rarely from

*c.*20 mm (male with forty-five segments) up to *c.*29 mm (male with fifty-five segments). Midbody width usually 1.0 mm, height 1.5 mm in males (including holotype), 1.3 and 1.7 mm, respectively, in females; body therefore slender and considerably compressed laterally. Coloration in alcohol from pallid grey-yellow-pinkish to dark brownish-bronzed.

Head without particulars except for eye patches pallid and scarcely discernible due to faint rugosity, labrum with usual three large median teeth, vertigial setae 1 + 1, supralabral ones 2 + 2, labral ones 8 + 8. Antennae (Fig. 8A) always pallid, slender, rather long, *in situ* almost reaching the end of somite 4 (male) or 3 (female, juv.), antennomeres 5-6 each with a terminal corolla of more (fifth) or less (sixth) large, bacilliform sensillae. Gnathochilarium (Fig. 8B) without peculiarities, male cheeks not enlarged.

Collum with large, rounded, striated flaps laterally, bare dorsally, with 5 + 5 long setae near caudal margin. Postcollar constriction very poorly developed, subsequent segments with equally long tergal setae tending to increase in length dorsally (*c.*1/8-1/9 as long as midbody height) and in number caudally, first also 5 + 5 and then gradually up to 15-16 + 15-16 on caudalmost somites. Body surface almost dull; prozona very delicately, sparsely and obliquely striate laterally, bare dorsally; metazona strongly, rather regularly and relatively densely striate longitudinally all over their circumference, *ca.* four striae in a conventional square with side equal to metazonital length just below ozopore. Suture between prozona and metazona thin but evident, constriction weak. Ozopores rather distinct, lying behind, quite close to yet not touching the suture. Telson especially densely setose, epiproct characteristically unciform distoventrad (Fig. 8C), anal valves very faintly margined caudally, subanal scale subtriangular.

Male pleurotergum 7 (Fig. 8D) with a distinct, almost pointed, distomarginal tooth directed somewhat obliquely caudally. Legs long, slender, a little over one half as long as midbody height; claws characteristically long, slightly curved, with a minute ventrobasal tooth. Male legpair 1 (Fig. 8E) as usual reduced, unciform, setose; pair 2 (Fig. 8F) with fused coxae and peculiar ventral pads on postfemora and tibiae; pads on subsequent male postfemora tending to rapidly disappear already toward several postgonopodal legpairs; pads on male tibiae gradually disappearing only towards caudal one third of body. Penes behind male legpair 2 without peculiarities, slender, clearly bifid.

Gonopods (Fig. 8G) relatively slender, with both meso- and, especially, promerite only slightly shorter than opisthomerite. Promerite (pr) spatulate, about 4 times as long as broad, slightly concave and tuberculate-rugose in distal two thirds for accomodation of an anterodistally convex and similarly tuberculate-rugose mesomerite (m), with a long, normal flagellum at base; parabasal internal lobe (i) well-expressed, with three strong setae; parabasal external lobe (= remnant of telopodite) (e) subovoid, somewhat smaller in size than i. Opisthomerite (op) with subequal, relatively small, velum (ve) and solenomerite, former supplied with a frontal, subapical, flagellar outgrowth, which is delicately barbed apically and carries an additional, anterodistal, hyaline, median lamella.

Remarks

The type series contains a peculiar, obviously abnormal male (now in MNHN) which has not one but two pairs of gonopods placed - judged from the typically shaped pleuroterga - inside two, superficially normal, somites 7 and 8. The specimen was left intact, non-dissected, and not examined for further teratological details.

The prolific "tribe" Typhloiulini is currently divided into two main subgroups, one possessing a flagellum on the promerite (male P.8), and the other one lacking it. The former subgroup encompasses *Typhloiulus* Latzel, 1884 (with a good number of subgenera), *Leptotyphloiulus* Verhoeff, 1899, *Alpityphlus* Strasser, 1967, *Buchneria* Verhoeff, 1941, and *Mesoporoiulus* Verhoeff, 1905, while the latter group the genera *Trogloiulus* Manfredi, 1931, and *Serboiulus* Strasser, 1962. Generally, they range from the Maritime Alps, SE France and Italy in the west to the Carpathian Mts in the east, centering in and slightly north of the Balkan Peninsula.

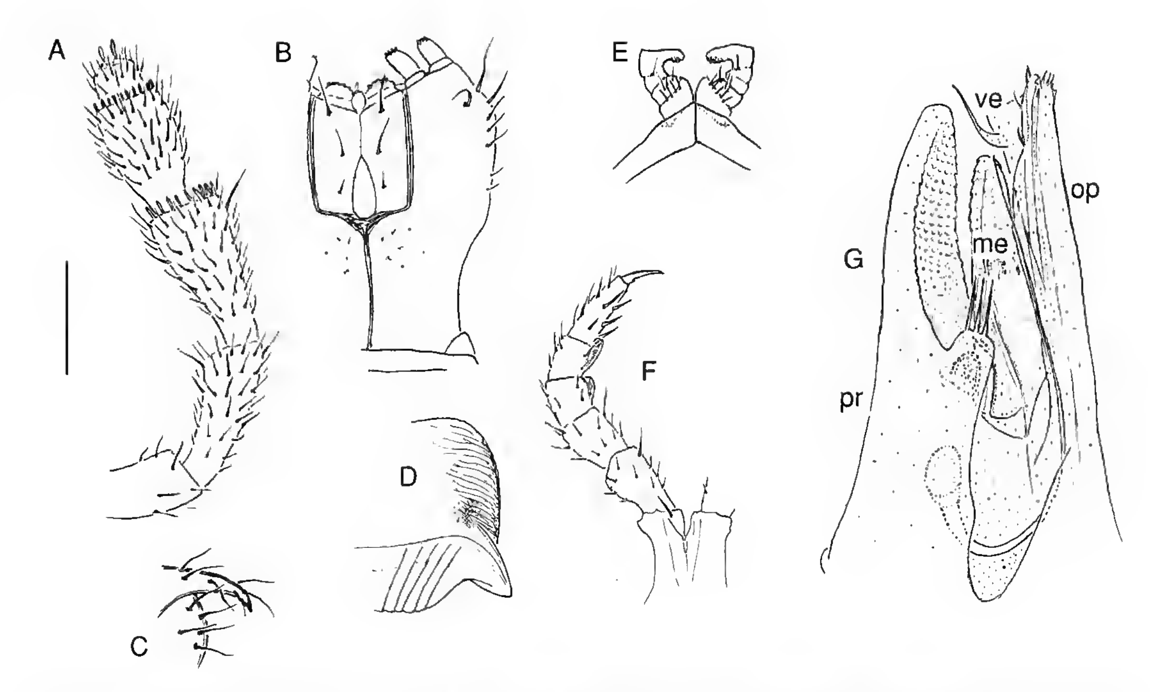


FIG. 8. — *Typhloiulus beroni* n.sp., ♂ paratype: **A**, antenna; **B**, gnathochilarium; **C**, epiproct, lateral view (drawn not to scale); **D**, pleurotergite 7; **E**, legpair 1, oral view; **F**, leg 2, oral view; **G**, gonopod complex, mesal view. Scale bar: 0.2 mm (A-F) and 0.1 mm (G).

Several typhloiuline species are troglobionts, others are largely presumed petro- and/or geophiles, hence virtually all are eyeless, mostly more or less strongly pallid, often long-legged, and sometimes have strongly modified mouthparts. However, all these characters are basically highly adaptive, reflecting the mode of life rather than common ancestry. For this reason alone, the Typhloiulini is highly suspicious as a taxon, this fact having long been acknowledged in the literature (*e.g.* Strasser 1962; Hoffman 1980).

As usual in diplopod systematics, it is gonopod structure that appears most instructive in unravelling the real phylogenetic relations between the consituent typhoiuline species and genera as well as of the Typhloiulini as a whole with other tribes. Basically, there are no apomorphies whatever in typhloiulines which would distinguish them from the sympatric yet somewhat more widely distributed, Euro-Mediterranean tribe Leptoiulini. Indeed, the entire variation range of typhloiuline gonopod structure (presence/absence of a flagellum, promerite shorter/longer vis-à-vis meso- and/or opisthomerite, degree of development of a velum, etc.) definitely lies within that of the leptoiulines. So we must simply admit the existence within the single (very large, but really natural) tribe Leptoiulini of rather numerous, often apparently polyphyletic representatives displaying clear-cut adaptations to troglo-, petro- and/or geophily. In other words, we are inclined to formally abandon the Typhloiulini and to suppress it under the Leptoiulini (*cf.* Strasser 1962; Hoffman 1980).

The genus *Typhloiulus* Latzel, 1884, has hitherto been known to comprise thirty-four described (and a few still undescribed) species or subspecies (several based solely on females) ranging from Italy in the west to Rumania and Bulgaria in the east. Its subgenera *Typhloiulus* s. str. (= *Xestotyphloiulus* Verhoeff, 1899, = *Smeringolophus* Attems, 1959), *Stygiiulus* Verhoeff, 1929, *Attemsotyphlus* Strasser, 1962, *Haploprotopus* Verhoeff, 1899, *Spelaeoblaniulus* Ceuca, 1956 (= *Spelaeoiulus* Strasser, 1962), *Inversotyphlus* Strasser, 1962, as well as the particularly closely

allied *Leptotyphloiulus*, *Alpityphlus*, *Buchneria* and *Mesoporoiulus* are distinguished almost solely by some relatively minor details of gonopod structure: length of pro- or mesomerite in relation to opisthomerite, degree of development of a velum and a few other outgrowths on the opisthomerite, degree of curvature of the opisthomerite, etc. Unique non-gonopodal or gonopod characters are very few (*e.g.*, the leg-like male P.1 in *Haploprotopus*, or the particularly slender meso- and opisthomerite in *Buchneria*), and each such case has resulted in mono- to oligotypy. The borders between all these taxa are almost always far from clear-cut, being likely to disappear with the description of next new typhloiuline species based on males. That many species await discovery/description is beyond doubt.

This statement appears well justified by the above new Albanian *Typhloiulus*. This form comes closest to a whole number of species, many of which have hitherto been allocated in different (sub)genera. Indeed, due to its relatively slender pro- and mesomerite, *T. beroni* approaches certain *Stygiiulus* (e.g. *Typhoiulus ausugi* Manfredi, 1953 and *T. maximus* Verhoeff, 1930), *Attemsotyphlus* (e.g. *T. edentulus* Attems, 1959), *Haploprotopus* (e.g. *T. ganglbaueri* (Verhoeff, 1898)), *Spelaeoblaniulus* (e.g. *T. serbani unilineatus* Ceuca, 1961), *Inversotyphlus* (e.g. *T. longipes* Strasser, 1974), *Alpityphlus* (e.g. *T. seewaldi* Strasser, 1967), as well as *Buchneria cornuta* Verhoeff, 1941, *B. sicula* Strasser, 1959, etc. However, it differs readily by a peculiar combination of the non-modified mouthparts, unciform epiproct, large and setose inner lobe of the straight promerite, small but evident velum supporting a front flagelliform outgrowth, distally barbed, caudally unarmed opisthomerite, etc.

In other words, the entire (sub)generic classification of typhloiuline Leptoiulini seems completely out of date (*cf.* Strasser 1962), requiring a thorough revision. However, such a challenge is best left for the future, when (presumably numerous) new and still poorly known species become adequately documented. Some species assemblages may well prove natural, monophyletic (e.g. *Trogloiulus*, see Enghoff 1985), but most others seem highly heterogeneous at present (*cf.* Hoffman 1980).

Cylindroiulus boleti (C. L. Koch, 1847)

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, 1000-1100 m, 5-9.VI.1993, 1 ♂ (NHMS), 1 ♂, 1 ♀ (MNHN, Collection Myriapodes EB 036), leg. P. Beron & B. Petrov.
Librazhd District. Between Hotolisht and Librazhd, 100 m, scrub, gravel, under stones and bark, 7.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

This species has hitherto been known mainly from the Alps, Balkans, and Carpathians, with the adjacent foothills and plains of Italy, Austria, Hungary, Rumania, Bulgaria and Moldavia. It has already been recorded in Albania (Attems 1927, 1929), which probably represents the southern range limit.

Brachyiulus apfelbeckii Verhoeff, 1898

MATERIAL EXAMINED. — **Tirana District.** Tirana, Botanical Gardens, under stones, 8.V.1995, 1 ♂ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Vlorë District. Vlorë, *Olea europaea* forest, under stones, 1.V.1994, 1 ♂ (MNHN, Collection Myriapodes EB 300), leg. P. Stoev & D. Zaprianova.

REMARKS

This Balkan species has hitherto been reported only from Bosnia and Hercegovina, Montenegro, N Greece and Bulgaria, so this new record in Albania is hardly surprising.

Brachyiulus varibolinus Attems, 1904

Brachyiulus beratinus Manfredi, 1945, syn. n.

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, 1008 m, 3-4.VI.1993, 1 ♂, 1 ♀ (NHMS), 1 ♂ (MNHN, Collection Myriapodes EB 326), 1 ♂ (ZMUM), leg. P. Beron & B. Petrov.

REMARKS

With the material at hand, a direct comparison between the very crude drawings of gonopod structure presented by Manfredi (1945) for her *B. beratinus* (described from Berati, S Albania) and the good illustration of a topotype of *B. varibolinus* given by Strasser (1976), leaves no doubt that we face the same creature, hence the

new synonymy. Although *varibolinus* has been reported only from Epirus, N Greece and Albania, the record from Bogë, in the extreme north of Albania, might be evidence of a wider distribution in the Balkan region. It seems opportune to recall that most *Brachyiulus* species are currently quite widespread to ubiquitous, partly through human agency.

Brachyiulus sp. indet.

MATERIAL EXAMINED. — **Librazhd District.** Above Prenjas, 750 m, scrub on slope, under stones and bark, 7.V.1995, 2 ♀♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Between Hotolisht and Librazhd, 300 m, scrub, gravel, under stones and bark, 7.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

Regrettably, in the absence of male, these specimens could not be identified to species, although, judging from their relatively large size, they all probably belong to *apfelbeckii*.

Megaphyllum bosniense (Verhoeff, 1897)

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, 1000-1100 m, 5-9.VI.1993, 1 ♂, 12 ♀♀, 1 juv. ♂, 2 juv. (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov. — Bogë, Maya Tchardakut, 1200-1400 m, 1.VI.1993, 2 ♂♂, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron. — Above Bogë, 1800-1900 m, pitfall trapping, 20-23.V.1993, 2 ♂♂ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov. — Theth, 800-900 m, 28.V.1993, 1 ♀ (NHMS), 1 ♂, 1 ♀ (ZMUM), leg. P. Beron.
Librazhd District. Between Hotolisht and Librazhd, 300 m, scrub, gravel, under stones & bark, 7.05.1995, 2 ♀♀, 29 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Above Prenjas, 750 m, scrub on slope, 7.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Cafa-San at border of Macedonia, 1150 m, under stones, 13.V.1993, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Stoev.
Tirana District. Mt. Dajti, *c.*20 km NE of Tirana, 1000 m, *Fagus, Acer*, etc. forest, leaf litter, under stones and bark, 9.V.1995, 1 ♂, 1 ♀ (MNHN, Collection Myriapodes EB 037), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

This Balkan (*s.l.*) species seems rather common in Albania, whence it has long been recorded (Attems 1927, 1929).

Megaphyllum hercules (Verhoeff, 1901)

MATERIAL EXAMINED. — **Vlorë District.** 4 km S of Vlorë, under stones, 1.V.1994, 1 juv. ♂ (NHMS), leg. P. Stoev. — Pass Llogorasë, 1025 m, badly deteriorated *Pinus* stand, under stones, 12.V.1995, 1 ♂, 1 ♀, 13 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Librazhd District. Above Prenjas, 750 m, scrub on slope, 7.V.1995, 1 ♀ (MNHN, Collection Myriapodes EB 122), 4 juv. ♂♂, 2 juv. ♀♀, 1 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Between Hotolisht and Librazhd, 300 m, scrub, gravel, under stones and bark, 7.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Leskovik District. 1 ♀ (NHMS), 13 km N of Ersekë, near road, leaf litter, 12.V.1995, leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Korçë District. Komnik (= Kamenice), under stones, 7.V.1994, 1 ♀, 1 juv. (NHMS), leg. P. Stoev.

REMARKS

This Balkan (*s.l.*) species also seems to be rather common in Albania, whence it has long been recorded (Attems 1929; Manfredi 1945).

Megaphyllum imbecillum (Latzel, 1884)

MATERIAL EXAMINED. — **Leskovik District.** *c.*13 km N of Ersekë, near road, leaf litter, 12.V.1995, 1 ♂, 1 ♀ (NHMS), 1 ♂ (MNHN, Collection Myriapodes EB 131), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

Several varieties of this species are known (Strasser 1976), all confined to Epirus, N Greece. New to Albania.

Megaphyllum karschi (Verhoeff, 1901)

MATERIAL EXAMINED. — **Vlorë District.** Albania, near Dukati, 450 m, leaf litter, 11.V.1995, 1 ♂ (NHMS), 1 ♂ (MNHN, Collection Myriapodes EB 341), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

As far as we are aware, this obviously rare Albanian endemic species has never been recovered since its original description (Verhoeff 1901). The new sample at hand can be regarded as topotypic, as it too originates from the vicinity of Vlorë (= Aulona, = Valona).

Megaphyllum sp.

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, Maya Tchardakut, 1600-1800 m, 1.VI.1993, 1 ♀, 1 juv. (NHMS), leg. P. Beron. — Same locality, 1800-1900, pitfall trapping, 20-23.V.1993, 1 ♀, 2 juv. ♀♀ (NHMS), leg. P. Beron & P. Stoev.
Tirana District. Tirana, Botanical Gardens, under stones, 8.V.1995, 2 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Gjirokaster District. Gjirokaster, castle, under stones, 6.V.1994, 2 ♀♀, 2 juv. ♀ (NHMS), leg. P. Stoev.

REMARKS
In the absence of adult male, these samples could not be identified to species.

Acanthoiulus fuscipes (C. L. Koch, 1847) (Fig. 9)

Julus idriensis C. L. Koch, 1847,
Julus dalmaticus C. L. Koch, 1847,
Iulus fuscipes var. *leuconotus* Latzel, 1884,
Iulus fuscipes var. *subcrassus* Latzel, 1884,
Pachyiulus bosniensis Verhoeff, 1895, syn. n.
Pachyiulus fuscipes var. *krohnii* Verhoeff, 1898,
Pachyiulus fuscipes altivagus Verhoeff, 1899, syn. n.
Pachyiulus fuscipes plasensis Verhoeff, 1910, syn. n.
Pachyiulus fuscipes simplex Verhoeff, 1910, syn. n.

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Theth, 800-900 m, 28.V.1993, 1 ♂(α), 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron (No. 561). — Above Bogë, Maya Tchardakut, 1600-1800 m, 2.VI.1993, 1 ♂ (β) (NHMS), leg. P. Beron. — Same locality, 1.VI.1993, 2 ♂♂ (β), 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron. — Bogë, 1000-1100 m, 3-9.VI.1993, 1 ♂(α), 6 ♀♀ (NHMS), 1 ♂(α) (MNHN, Collection Myriapodes EB 103), 1 ♂ (α) (ZMUM), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 569). — Above Bogë, 1800-1900 m, 20-23.V.1993, 1 juv. (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov. — Same locality, 1300 m, Maya Bridashit, 20.V.1993, 1 juv. ♂, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 593). — Same data, 5-9.VI.1993, 1 ♂ (α) (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 566), 2 ♂♂ (1α, 1β), 3 ♀♀, 1 juv. (NHMS), leg. P. Beron (NB: these males display somewhat different gonopods, and especially striking differences lie in coloration, one with pale legs and somites, the other with bichromous somites - pale dorsally, dark ventrally - and dark legs). — Same locality, upper camp, 1800-1900 m, 20-23.VI.1993, 5 ♂♂(β), 1 ♀ (NHMS), 1 ♂(β) (MNHN, Collection Myriapodes EB 103), 1 ♂(β) (ZMUM), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 558). — Same data, pitfall trapping, 20-23.VI.1993, 3 ♂♂ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov (NB: mesomerite not pointed, promerite with a rounded distal margin carrying a simple tooth). — Alpet Mt. Rhadohimës, 2200-2400 m, 29.V.1993, 2 ♂♂ (2α, 1β), 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron (No. 594) (NB: the male β is paler than others).
Librazhd District. Near Librazhd, 1.X.1994, 1 ♂(α), 1 ♀, 3 juv. (NHMS), P. Stoev. — Above Prenjas, 750 m, scrub on slope, 7.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Between Hotolisht and Librazhd, 300 m, scrub, gravel, under stones and bark, 7.V.1995, 1 ♂, 1 ♀, 2 juv. ♂♂, 6 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Tirana District. Petrela, 15 km SE of Tirana, 350 m, under stones, ruins, scrub, 9.V.1995, 5 ♂♂ (γ), 7 ♀♀, 2 juv. ♀, 10 juv. (NHMS), 1 ♂(γ) (MNHN, Collection Myriapodes EB 103), 1 ♂(γ) (ZMUM), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Same locality, 300 m, artificial galleries near road, 9.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Stoev & B. Petrov.
Lushnja District. Divjaka Natural Park, *Pinus halepensis* and *P. pinea* strand forest, 10.V.1995, 8 ♀♀, 2 juv. ♂♂ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Rrëshen District. Kurbnesh, cave with ladder, 11.VI.1993, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 570). — Merkurth, under stones, 11.VI.1993, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov.

REMARKS
This is obviously the most common and abundant member of the tribe Pachyiulini in the material at hand. Almost all samples are from the north of Albania, and all are more or less grey in colour, sometimes with the middle of the dorsum paler, sometimes with the metazona more strongly brown. In contrast, the legs vary considerably in colour, from pale yellowish to dark brown via red-brown. The epiproct is always present, but its length varies, being mostly a little longer in males than in females.
Two samples from two different, but adjacent, localities deserve special mention. Both contain particularly pale male in which the gonopod structure also appears to be somewhat different from the remaining samples. What seems especially important in this context is that the differences concern the shape of the promerite (P.8), notably of the distomesal outgrowth (Fig. 9C, D, H, I, K-P, d), which has hitherto been considered as one of the basic characters for the discrimination of pachyiuline genera and species. Superficially, using the traditional approaches of

Verhoeff (1901, 1910, 1923), Attems (1902, 1940), Manfredi (1945) or Strasser (1976), such a prominent (d) as in figure 9I or 9P, coupled with certain other distinct features (less strongly rounded lobes on the male cheeks, shorter epiproct, a differently-shaped apex of the meso-

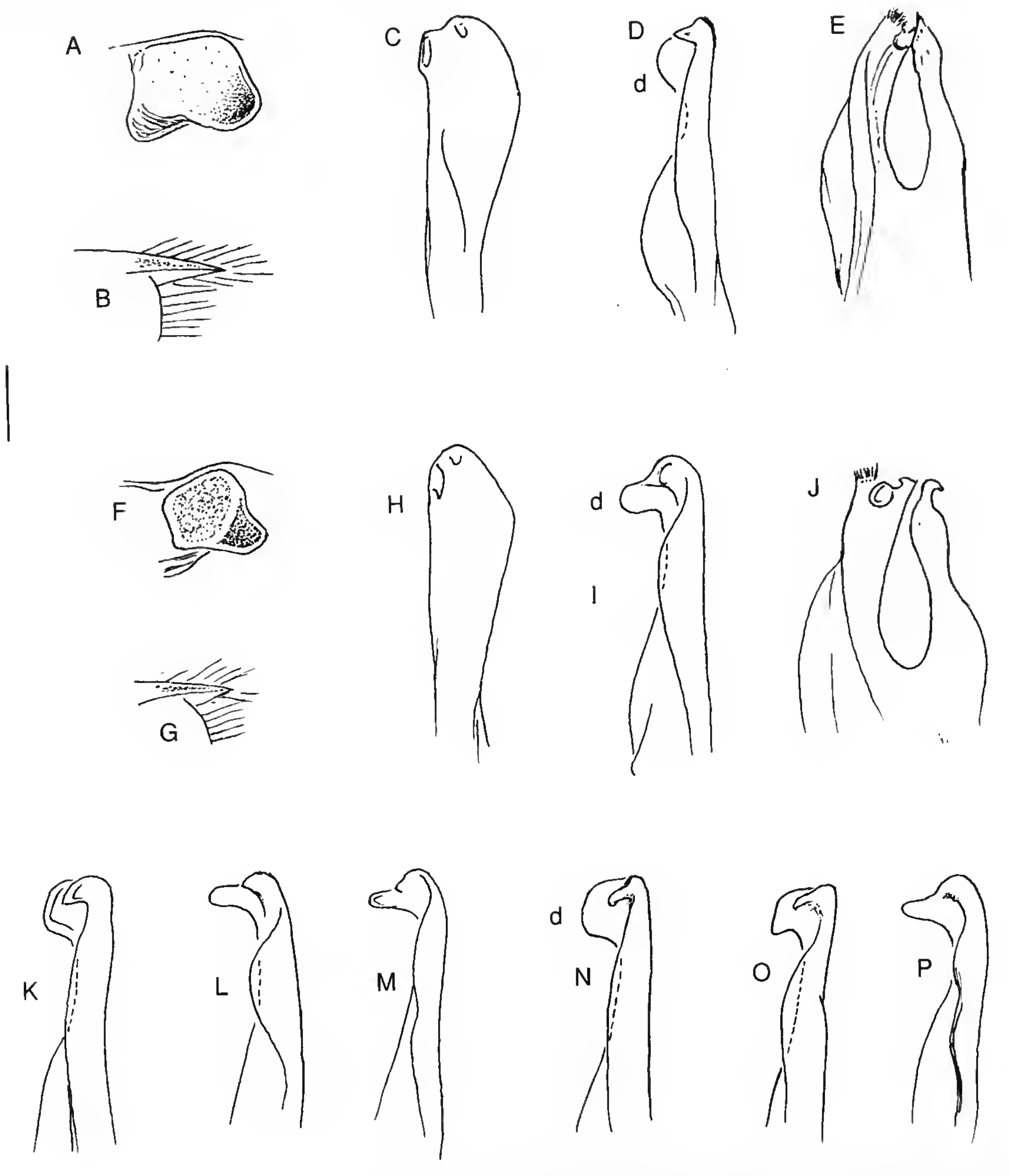


FIG. 9. — *Acanthoiulus fuscipes* (C. L. Koch, 1847), ♂♂ from Rhadohimës (var. α, dark, A-E; var. ß, pale, F-J), Bogë (var. α, K, N; var. ß, L, P), Maya Tchardakut (var. ß, M), and Petrela (var. γ, both body and legs dark, 44 and 49 body segm., O): **A**, **F**, right mandibular stipes, lateral view; **B**, **G**, epiproct, lateral view; **C**, **H**, promerite (= peltogonopod), caudal view; **D**, **I**, **K-P**, promerite, lateral view; **J**, **K**, gonopod (= opisthomerite), lateral view. Scale bar: 0.1 mm.

merite, see figure 9F, G), would immediately warrant a new taxon, at least a new subspecies.

In fact, no less than a dozen subspecies, varieties or synonyms of *fuscipes* are known: (1) *altivagus* (Verhoeff, 1899), first proposed and ever since treated as a subspecies of *fuscipes* (see Verhoeff, 1903, 1910; Attems 1929); (2) *arcadicus* (Verhoeff, 1900), described as a variety of *fuscipes*, but later transferred to *Brachyiulus* (now in *Megaphyllum*) (see Verhoeff, 1903, 1910); (3) *bosniensis* (Verhoeff, 1895), described as an independent species (see also Verhoeff, 1899), but later downgraded to the status of a subspecies of *fuscipes* (see Verhoeff, 1903, 1910; Attems 1929, 1959); (4) *idriensis* (C. L. Koch, 1847), and (5) *dalmaticus* (C. L. Koch, 1847), both originally described as independent species, but later referred to either as a synonym (*cf.* Latzel 1884) or a variety/subspecies, respectively, of *fuscipes* (see Latzel 1884; Verhoeff 1910; Attems 1929, 1959; Manfredi 1932, respectively); (6) *krohnii* (Verhoeff, 1898) and (7) *leuconotus* (Latzel, 1884), both first treated as varieties of *fuscipes* (see Latzel 1884; Verhoeff 1898, 1910; Attems 1929), but later elevated to subspecies (see Attems 1959); (8) *montanus* Verhoeff, *nomen nudum* (?), mentioned as a junior synonym of *idriensis* (see Verhoeff 1910); (9) *plasensis* (Verhoeff, 1910), described and since treated as a subspecies of *fuscipes* (see Verhoeff 1910; Attems 1929, 1959); (10) *simplex* (Verhoeff, 1910), described and since considered as a subspecies of *fuscipes* (see Verhoeff 1910; Attems 1929, 1959); (11) *steinii* (Karsch, 1881), described as an independent species, but later synonymized with *fuscipes* (see Latzel 1884); and (12) *subcrassus* (Latzel, 1884), first established as a variety of *fuscipes* (see Latzel 1884), but later synonymized under *fuscipes fuscipes* (see Verhoeff 1910). Four of those names have been reported from or closely enough to Albania (see Checklist below), while *simplex* has heretofore been recorded solely in N Albania, where our questionable males were found.

The variability in (d) shapes of the N Albanian samples at hand seems to center around two types, α and β, apparently without correlation with any other important character such as coloration, length of the epiproct, shape of the lobe on the male mandibular stipes, etc. (see Fig. 9A-J). We seem to face here a bimodal pattern of infrapopulational variation, which might be evidence of a species in the course of active speciation. Interestingly, whereas both these morphs, α and β, coexist at numerous localities of the Shkodër District, N Albania, further south, at Petrela and Librazhd, a third morph, γ, is observed which is closer to morph α and somewhat bridges the extremes (see Fig. 9O).

Similar observations have been made by Verhoeff (1898, 1899, 1910) in Bosnia, Hercegovina and Dalmatia, where intermediates between *krohnii*, *leuconotus* and *fuscipes fuscipes* (Grundform), but not between *idriensis* and *fuscipes fuscipes*, have been found. Moreover, *plasensis* and *altivagus* appear sympatric (Plasa near Jablanica, Hercegovina, *i.e.* very close to the Albanian border), if not syntopic (Verhoeff 1910). Only with a very modest degree in accuracy, using available descriptions, illustrations and keys (*e.g.* Verhoeff 1910), each of our three *fuscipes* morphs from Albania could be attributed to a definite variety or "subspecies", *e.g.* morph α perhaps to *fuscipes* var. *fuscipes*, morph β probably to *fuscipes* var. *bosniensis*, and morph γ apparently to *fuscipes* var. *idriensis*. However, such determinations hardly make any sense in the light of what is presumably only an infrasubspecific, micropopulational status of these varieties. In addition, the drawings available, if any, in the literature are far too often deficient, further adding to the uncertainty and confusion concerning the present-day level of pachyiuline systematics. To study variation in the shape of the promerite, for instance, not only the conventional caudal, but also a lateral view appears most instructive (see Fig. 9C, D, H, K-P). Like in *Acanthopetalum carinatum* (see above), the above evidence seems sufficient not only to formally synonymize all currently established subspecies of *Acanthoiulus fuscipes* and downgrade them to the rank of varieties/morphs at best (see Latzel, 1884), but also to question the status of most if not all other pachyiuline "subspecies" as well as of a good number of species, particularly within the prolific, most closely-related, but taxonomically no less badly confused, genus *Pachyiulus* Berlese, 1883 (see also below).

To sum up, *Acanthoiulus fuscipes* can be stated to

represent a highly common and polymorphic Balkan (*s.l.*) species, ranging from NE Italy in the west to Serbia and Macedonia (including the Greek part) in the east and south-east.

The reason we use the name *Acanthoiulus* deserves special attention. Until now (*e.g.* Ceuca 1992), with only a few exceptions (*e.g.* Attems 1959), most authors referred all larger pachyiulines to a single genus, *Pachyiulus* Berlese, 1883, sometimes presenting a subgeneric division. For example, Hoffman (1980) regards no fewer than six names (two invalid) as synonyms or subgenera of *Pachyiulus*, including both *Diploiulus* Berlese, 1883, and *Acanthoiulus* Verhoeff, 1894.

It is important to mention in this connection that Jeekel (1970) considers the name *Diploiulus* by Berlese (1883) as invalidly proposed, without strict typification. The same concerns *Pachyiulus*, which was first erected without strict typification. Only later did Berlese (1886) explicitly designate type species for both genera, namely *Julus rufifrons* C. L. Koch, 1847, for *Diploiulus*, and *Iulus varius* Fabricius, 1781, for *Pachyiulus*. We fully agree with Jeekel (1970) that the later choice of *rufifrons* as the type species of *Diploiulus* was invalid, having been based on a species not mentioned in the original description. Had it been otherwise, the status of the large genus *Cylindroiulus* Verhoeff, 1894, would have again been endangered (see Read 1992). However, we disagree that both generic-level names concerned were proposed invalidly, for reading Berlese (1883) carefully leaves one convinced that the mention of only *Iulus varius* at the end of the original diagnosis of *Pachyiulus*, and of only *Iulus terrestris* Linnaeus, 1758, at the end of the original definition of *Diploiulus*, is sufficient to regard both generic names as typified by monotypy. In other words, both *Pachyiulus* and *Diploiulus* must be considered as properly typified by monotypy, while all subsequent type redesignations and doubts are to be ignored.

Fortunately for *Pachyiulus*, its type species has never been reconsidered since. No less luckily for present-day diplopod taxonomy, the original, valid, designation of *terrestris* for *Diploiulus* automatically makes the latter taxon a junior objective synonym of *Julus* Linnaeus, 1758, a genus based on the same *terrestris*. Hence, *Acanthoiulus* Verhoeff, 1894, becomes the first in the list of subjective synonyms or subgenera of *Pachyiulus*. Applicability of *Acanthoiulus* (= *Oxyiulus* Verhoeff, 1896), as opposed to the remaining *Pachyiulus* s. str., seems to us fully justified for larger pachyiulines displaying a very evident epiproct and (almost) no pseudoflagellum on the solenomerite. There are only two such forms, *fuscipes* and *cassinensis* Verhoeff, 1910, the latter species endemic to S Italy.

Pachyiulus dentiger Verhoeff, 1901
(Fig. 10A, B)

MATERIAL EXAMINED. — **Sarandë District.** Butrinti, 16.IV.1994, 1 ♂ (NHMS), leg. S. Beshkov.

REMARKS

As far as we are aware, this is a second record of *dentiger*, the first since its original description from Vlorë (= Valona), Albania (see Verhoeff 1901). As the opisthomerite has hitherto never been depicted, we present new illustrations of gonopod structure (Fig. 10A, B). The agreement between our sample (length only 25 mm, width 1.8 mm, fifty-two body segments, coloration dark, tarsal soles absent, promerite characteristically shaped and armed, etc.) and the original description seems quite convincing.

P. dentiger appears to be especially closely related to the sympatric *P. valonensis* Verhoeff, 1901, being distinguishable solely by the paler body coloration and larger size of both the distomesal tooth on the promerite and the tooth on the mesomerite.

Pachyiulus cattarensis (Latzel, 1884)

MATERIAL EXAMINED. — **Durrës District.** 4 km N of Durrës, under stones, 25.V.1993, 1 juv. ♂, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Stoev & D. Zaprianova. — Same locality, 26.V.1993, 2 ♂♂ (ZMUM), leg. P. Stoev.

Sarandë District. Himarë, 100 m, under stones, 3-4.V.1994, 1 ♂, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Stoev. — Ionian coast, Dhërmi, under stones, 2.V.1994, 1 juv. ♂, 1 ♀, (NHMS), leg. P. Stoev. — Ionian coast, between Dhërmi & Himarë, small niche, 3.V.1994, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Stoev. — Between Dhërmi and Himarë, 30.V.1994, 1 ♂, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Stoev.

Vlorë District. Vlorë, under stones and soil, 1.V.1994, 1 ♂, 4 ♀♀ (NHMS), leg. P. Stoev & D. Zaprianova. — Vlorë, *Olea europaea* forest, 1.V.1994, 1 ♀, 2 juv. ♂♂, 2 juv. (NHMS), leg. P. Stoev & D. Zaprianova. — Near Dukati, 450 m, 11.V.1995, 2 ♂♂, 2 ♀♀, 1 juv. ♂ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — 10 km N of Fier, under bark, 10.V.1995, 2 ♂♂, 2 ♀♀ (NHMS), leg. S. Golovatch. — Llogorasë Pass, alt. 1025 m, under stones, 11.V.1995, 3 ♀♀, leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Librazhd District. Above Prenjas, 750 m, shrub on slope, 7.V.1995, 13 ♀♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Between Hotolisht and Librazhd, 300 m, scrub, gravel, under stones and bark, 7.V.1995, 1 ♂, 4 ♀♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Tirana District. Tirana, Botanical Gardens, under stones, 8.V.1995, 7 ♂♂, 6 ♀♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Petrela, 15 km SE of Tirana, 350 m, ruins, scrubs, under stones, 9.V.1995, 3 ♀♀, leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

REMARKS

This common Balkan species has long been known from Albania (Verhoeff 1901; Attems 1929; Manfredi 1932, 1945). Only the males from Fier differ by the slightly more faintly oblique distal margin of the promerite, which is evidence of certain variability of this congener as well.

Due to its unusually slender promerites (= peltogonopods) (P.8) and gonopods (P.9), *cattarensis* is actually perhaps among the most readily recognizable *Pachyiulus* species in the entire Balkan region. Unfortunately, the situation is far less clear as regards the other, very numerous, species, subspecies or varieties encountered in the peri-Adriatic zone (Italy, Greece, Albania, ex-Yugoslavia), e.g. *hungaricus, varius, flavipes, oenologus, apfelbecki*, etc. In some of these and other taxa, all three main distal parts of the gonopod - *i.e.* the pseudoflagellum (Pf) (together with the fovea), the fringed lamella (L), and the seminal branch, or solenomerite (S) - in spite of minor variations, display relatively constant length ratios (*cf.* Attems 1940), allowing for a rather confident species identification. The main combinations are as follows:

Pf = S = L: *P. asiaeminoris* Verhoeff, 1898; *P. lobifer* Attems, 1940 (Pf enlarged);

[Pf = S >> L: *P. oenologus* Berlese, 1885, as depicted by Berlese (1885), which may well be a mistake (see also just below)];

Pf >> S = or a little > L: there are two distinct groups differing in mesomerital structure:

(a) mesomerite enlarged and rounded apically: *P. hungaricus* (Karsch, 1881); *P. hungaricus gracilis* Verhoeff, 1928; *P. asiaeminoris* sensu Attems, 1940;

(b) mesomerite acuminate: *P. oenologus* Berlese (det. A. Berlese, unpublished figures taken from a syntype by H. W. Brolemann, reproduced here in figure 10E, F); *P. flavipes* (C. L. Koch, 1847), *sensu* Attems, 1902; *P. oenologus* sensu Attems, 1902, 1940; *P. oenologus prominens* Attems, 1940, *P. asiaeminoris* sensu Strasser, 1974; *P. cattarensis pluto* Verhoeff, 1910, *sensu* Attems, 1940); *P. krivolutskyi* Golovatch, 1977 (= *Iulus foetidissimus* Muralewicz, 1907, non *Iulus foetidissimus* Savi, 1819, herewith the subjective junior synonym *krivolutskyi* becomes available as a replacement name to avoid homonymy, syn. n.); *P. varius* (Fabricius, 1781), *sensu* Latzel, 1884, and Attems, 1902, 1940; *P. dentiger*.

Numerous taxa, in which gonopods (P.9) have never been figured, seem also to belong to this "*varius/oenologus*" group: *brussensis* Verhoeff, 1941; *brussensis obscurus* Verhoeff, 1941; *cephalonicus* Attems, 1902; *flavipes bosporanum* Verhoeff, 1941; *flavipes insularum* Verhoeff, 1940; *flavipes rufus* Verhoeff, 1900; *humicolus* Verhoeff, 1910; *silvestrii* Verhoeff, 1923; *unicolor aprutianus* Verhoeff, 1930; *unicolor ciminensis* Verhoeff, 1930; *unicolor olivarum* Verhoeff, 1951; *varius pallipes* Manfredi, 1945 (see also below).

Pf >> S >> L: *P. cattarensis*; may be also *P. longelobulatus* Attems, 1902, and *P. cattarensis pseudounicolor* Verhoeff, 1902;

Pf > S > L: *Pachyiulus varius* sensu Berlese, 1885; *P. apfelbecki* Verhoeff, 1901, *sensu* Attems, 1940;

Pf = L > S: *P. speciosus* Verhoeff, 1901 (Pf acuminate);
Pf > S >> L: *P. unicolor milesius* Verhoeff, 1923; *P. flavipes* sensu Lignau, 1903.

Pf > L > S: *P. marmoratus* Verhoeff, 1901.

Some of these taxa differ from each other only in external characters, mainly size and, especially, coloration. Of course their gonopod structure does display minor variations too, but it seems highly homogeneous. Only (Pf) surpasses both distal branches and the mesomerite of P.9, while

in P.8 there is a distomesal tooth of slightly varying shapes. So we consider some further names as actually based on a single, evidently variable species, hence the new synonymy just below.

Pachyiulus varius (Fabricius, 1781)
(Fig. 10C-K)

Julus flavipes C. L. Koch, 1847, syn. n.
Julus nigripes C. L. Koch, 1847
Julus unicolor C. L. Koch, 1847
Iulus oenologus Berlese, 1885, syn. n.
Pachyiulus apfelbecki Verhoeff, 1901, syn. n.
Pachyiulus varius var. *pallipes* Manfredi, 1945, syn. n.

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, Maya Bridashit, 1300 m, 20.V.1993, 1 ♀, 1 juv. ♂ (NHMS), leg. P. Beron.
Tirana District. Mt. Dajti, *c.*20 km NE of Tirana, 1000 m, *Fagus, Acer*, etc. forest, leaf litter and under bark, 9.V.1995, 1 ♂, 2 ♀♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Sarandë District. Dhërmi, 16.IV.1994, 1 ♀, 4 juv. ♂♂, 5 juv. ♀♀ (NHMS), leg. S. Beshkov.
Vlorë District. Vlorë, *Olea europaea* forest, under stones, 1.V.1994, 1 ♂ (NHMS), leg. P. Stoev & D. Zaprianova.

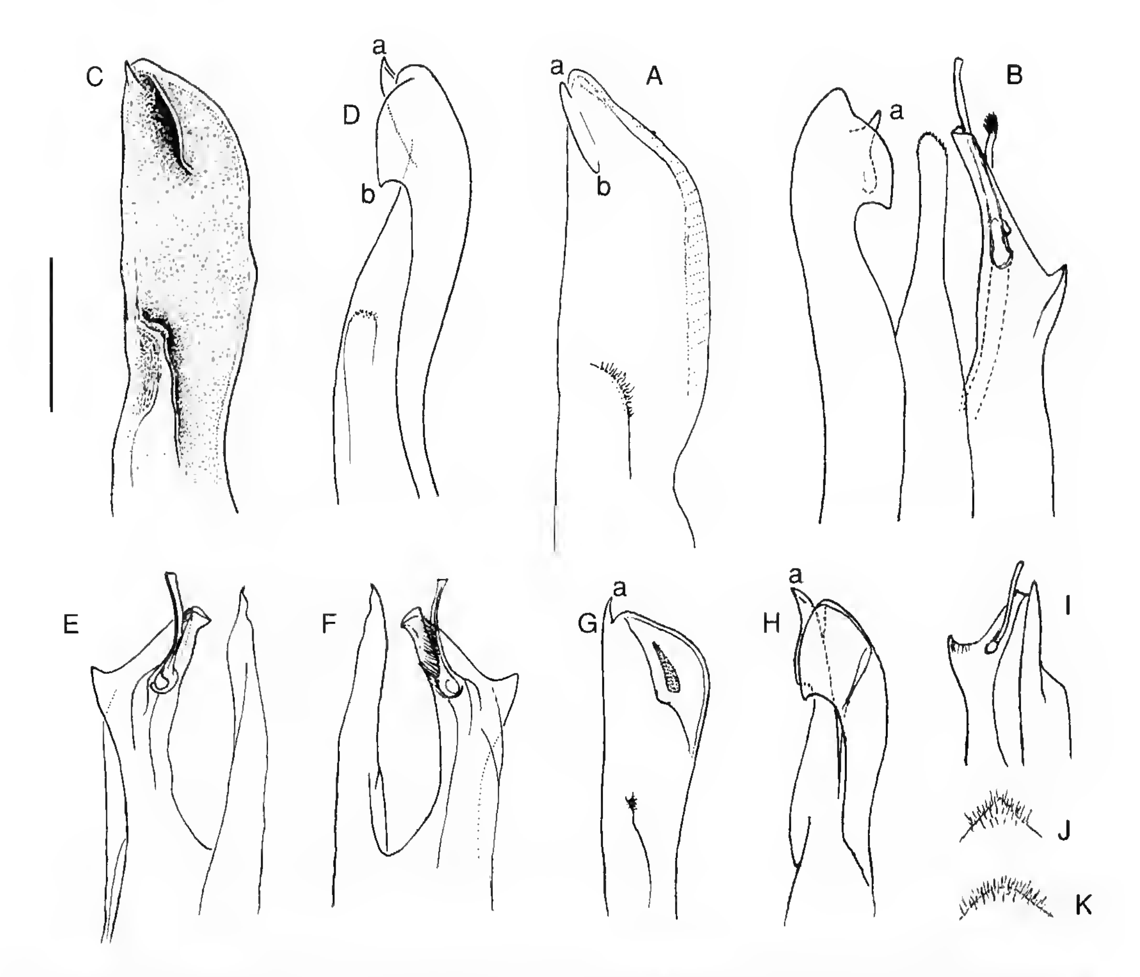


FIG. 10. — *Pachyiulus dentiger* Verhoeff, 1901, ♂♂ from Butrinti (A, B), and *Pachyiulus varius* (Fabricius, 1781), ♂ syntype of *Iulus oenologus* Berlese, 1885, from Firenze (Etruria) (C-F), and ♂♂ from Vlorë (G-J) and Dhërmi (K) : **A**, **C**, **G**, promerite, caudal view; **B**, entire gonopod complex, lateral view; **D**, **H**, promerite, lateral view; **E**, **F**, **I**, opisthomerite, lateral, mesal and lateral views, respectively (E and F, de I. H. W. Brolemann); **J**, **K**, epiproct, dorsal view. Scale bar: 0.5 mm.

REMARKS

Although this species is represented in our Albanian samples by only a few adult males, they allow additional light to be shed on its highly confused taxonomy. Already Latzel (1884) recognized the first two junior synonyms of *varius* (*terra typica*: Italy), namely *nigripes* and *unicolor*. However, since then, no serious attempt has been performed to reassess the indeed highly variable *varius*. Instead, numerous new *Pachyiulus* species, subspecies and varieties have been established throughout the Mediterranean, many of them displaying no significant differences, whether it would be between each other or from *varius*, or both. Moreover, one such species, *flavipes* (*locus typicus*: Pola, N Croatia), has been left untouched since Latzel (1884), although he in fact noted its great overall similarity to *varius*, with the differences lying solely in coloration (paler yellowish-brown *vs* brownish-black, respectively).

P. oenologus was originally described by Berlese (1885) from Etruria, and only a year later did he (1886) report it, as a "new" species, from most of Italy. Hence the first introduction of the name *oenologus* dates fom 1885, not 1886, as currently accepted by mistake. *P. varius, flavipes, oenologus* and some of their "subspecies" or varieties (some even under *unicolor*) have since been reported from south of France in the west to the Crimea and W Anatolia in the east, but in the Balkan region (*s.l.*) none shows a coherent pattern, being dispersed in a random, mosaic-like way.

P. apfelbecki was described from N Greece (Verhoeff 1901), and *varius* var. *pallipes* from Albania (Manfredi 1945); neither seems to have been recorded since.

Fortunately, the MNHN collections contain published and unpublished material of *varius, flavipes* and *oenologus*, allowing direct comparisons to be made. Moreover, one of the *oenologus* samples appears to contain several syntypes (three males and one female), of which one male had previously been revised and even drawn by H. W. Brolemann. We take this opportunity to publish these illustrations for the first time and complement them with our own figures of promerital structure (Fig. 10C-F). These syntypes are in good condition, though perhaps a little faded due to long preservation in alcohol, being gray with brown annulations (metazona); legs pale brownish, collum and telson brown; latter without real epiproct, terminally slightly obtuse, angle *c.*120°; body length *c.*45 (male) to 50 mm (female), diameter 3 (male) to 3.5 mm (female); males with 59(-3), 61(-3) and 63(-3), female with 63(-3) body segments.

As a result, despite pronounced variation in habitus and gonopod structure, a direct comparison of the new Albanian samples (Fig. 10G-K), older material of *flavipes* (from Sicily), *varius* (from Bergamo and Romagna-Meldola, Italy, as well as from Zara, Dalmatia) and *oenologus*, with descriptions and drawings [including several unpublished sketches of *varius* and *flavipes* gonopods, all executed by H. W. Brolemann (iconographic file, MNHN)], along with the available descriptions of *apfelbecki* and *varius* var. *pallipes*, reveals that they all belong to a single, highly variable and widespread (trans-Mediterranean) species, *varius* by priority. There could hardly have been a better name chosen for such a species!

Variation mostly concerns size (our Albanian adults are a little smaller than the above *oenologus* syntypes), coloration (the Albanian samples are blackish throughout), shape of the epiproct (slightly different even within the Albanian samples, *cf.* Fig. 10J, K), outlines of the promerite (the Albanian material is similar to *flavipes bosporanus* Verhoeff, 1941, except that the distal margin is as sinuose as that of *cattarensis*), shape of the distal teeth and lobes on the promerite (the Albanian samples display a large distomedial lobe, rather than a tooth) as well as the form of the caudal tooth on the opisthomerite (from pronounced to almost missing, as noted even for *apfelbecki* by Verhoeff (1901)), etc. What remains quite stable, is the opisthomerite possessing subequally long and very slender (Pf) and (S), both as long as the mesomerite and clearly surpassing (L), *i.e.* as depicted by Berlese (1885).

Pachyiulus hungaricus (Karsch, 1881)

MATERIAL EXAMINED. — **Librazhd District.** Above Prenjas, 750 m, scrub on slope, 7.V.1995, 1 ♂, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.

Vlorë District. 4 km S of Vlorë, under stones, 2.V.1994, 1 ♀, 1 juv. ♂ (NHMS), leg. P. Stoev.

Sarandë District. Ionian coast, Dhërmi, under

stones, 2.V.1994, 3 ♀♀ (NHMS), leg. P. Stoev. — Ionian coast, Himarë, under stones, 3.IV.1994, 3 ♀♀ (NHMS), leg. P. Stoev.

REMARK

This very large and easily recognizable Balkan-Carpathian species has long been known from Albania (Attems 1929).

Pachyiulus sp.

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, 1000-1100 m, 5-9.VI.1993, 3 ♀♀ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov. — Above Bogë, Alpet Mt. Rhadohimës, 2200-2400 m, 29.V.1993, 3 ♀♀ (NHMS), leg. P. Beron.
Rrëshen District. Kurbnesh, cave with ladder, 11.VI.1993, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov (No. 570).
Durrës District. 2 km N of Durrës, under stones, 24.V.1993, 1 juv. (NHMS), leg. P. Stoev & D. Zaprianova. — 4 km N of Durrës, under stones, 16.V.1993, 1 juv. ♂ (NHMS), leg. P. Stoev.
Librazhd District. Between Hotolisht and Librazhd, 300 m, scrub, gravel, under stones and bark, 7.V.1995, 1 juv. ♂, 3 juv. ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov. — Above Prenjas, 750 m, scrub on slope, 7.V.1995, 2 juv. ♂, 1 juv. (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Vlorë District. Levan, 14.IV.1994; 1 ♀ (NHMS), leg. S. Beshkov.

REMARKS

In the absence of adult male, it has been impossible to identify these samples to species, although most adult female seem to belong to *varius*.

Chromatoiulus podabrus bosniensis (Latzel, 1888)

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, 1000-1100 m, 3-9.VI.1993, 1 ♂, 2 juv. (NHMS), 1 ♂, 1 ♀ (MNHN, Collection Myriapodes EB 038); leg. P. Beron & B. Petrov. — Same locality, 1800-1900 m, pitfall trapping, 20-23.V.1993, 1 juv. ♂, 1 juv. (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov.

REMARKS

This W Balkan species or subspecies ranges from N Italy in the north(west) down to N Greece in the south. It has already been recorded from Albania (Attems 1929).

Chromatoiulus sp.

MATERIAL EXAMINED. — **Lushnja District.** Divjaka Natural Park, *Pinus halepensis* and *P. pinea* strand forest, litter and under stones, 10.V.1995, 1 ♀ (NHMS), leg. S. Golovatch, P. Stoev & B. Petrov.
Rrëshen District. Kurbnesh, cave with ladder, 11.VI.1993, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron & B. Petrov.

REMARKS

In the absence of adult male, this material could not be identified closer to (sub)species, although they seem to belong to *bosniensis*.

Order POLYZONIDA Gervais, 1844
Family POLYZONIDAE Gervais, 1844

Polyzonium germanicum Brandt, 1831

MATERIAL EXAMINED. — **Shkodër District.** Bogë, pitfall trapping, IV.1993, 2 ♂♂ (NHMS), leg. B. Petrov & P. Beron. — Same locality, Maya Tchardakut, 1400-1600 m, 2.VI.1993, 1 ♀ (NHMS), leg. P. Beron (No. 595).

REMARKS

This pan-European species has already been reported from Albania (Attems 1929).

Acknowledgements

Our cordial thanks are due to all collectors who entrusted us their materials for treatment, in particular to Dr. Petar Beron, currently Director of the NHMS. Two of us (SG and PS) are most grateful to Dr. Beron again for arranging their participation in the 1995 collecting trip to Albania, during which Dr. C. Misja and Mr. M. Qirjo (both from Tirana) rendered us their warm hospitality. One of us (SG) is greatly obliged to Prof. Yves Coineau (MNHN Paris) for awarding him a month-long scholarship at the Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) of the Paris Muséum. Dr. M. Nguyen Duy-Jacquemin (MNHN Paris) very helpfully identified for us both Albanian samples of Polyxenida, and Prof. W. A. Shear (Hampden-Sydney, Virginia, USA) kindly shared with us certain information on the status of an Albanian chordeumatidan in his hands. Last but not least, Dr. M. Judson (MNHN Paris) very generously corrected the

English of the final draft, and Dr. Henrik Enghoff (Copenhagen, Denmark) provided a review of the manuscript.

REFERENCES

Attems C. 1902. — Myriopoden von Kreta, nebst Beträgen zur allgemeinen Kenntnis einiger Gattungen. *Sitzungberichte der kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien*, math.-naturw. Kl. (1), Wien 111: 527-614.

— 1927. — Über palaearktische Diplopoden. *Archiv für Naturgeschichte* 92A: 1-256.

— 1929. — Die Myriopodenfauna von Albanien und Jugoslavien. *Zoologische Jahrbücher, Systematik* 56: 269-356.

— 1935. — Myriopoden von Epirus. *Zoologischer Anzeiger* 110 (5/6): 141-153.

— 1940. — Beiträge zur Kenntnis der Iuliden. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 50: 294-327.

— 1949. — Die Myriopodenfauna der Ostalpen. *Sitzungberichte der kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien*, Kl. (I) 158: 79-153.

— 1959. — Die Myriopoden der Höhlen der Balkanhalbinsel. Nach dem Material der "Biospeologica balcanica". *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 63: 281-406.

Berlese A. 1883. — *Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta*, Fasc. 8, No. 1.

— 1885. — *Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta*, Fasc. 23, No. 3.

— 1886. — Julidi del Museo di Firenze. Contributo alla fauna miriapodologica italiana. *Bulletino dellà Società Entomologica Italiana* 18: 1-112.

Ceuca T. 1973. — Contribution à la connaissance des Diplopodes (Myriapoda, Diplopoda) de Bulgarie. *Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée*, Sofia 38 : 241-247.

— 1992. — Quelques aspects sur la faunistique, l'écologie et la zoogéographie des Diplopodes de la région Balkanique. *Berichte der Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck*, suppl. 10: 411-429.

Enghoff H. 1985. — A new species of *Trogloiulus* with modified mouthparts, with a revised key to the species and new records of the genus (Diplopoda, Julida: Julidae). *Lavori dellà Società Veneziana di Scienze Naturale* 10: 69-77.

Hoffman R. L. 1972. — Studies on Anatolian callipodoid Diplopoda. *Mitteilungen aus den hamburgischen zoologischen Museum und Institut* 69: 81-108.

Hoffman R. L. 1980. — *Classification of the Diplopoda*. Muséum d'Histoire naturelle, Genève 1979 : 1-237.

Jeekel C. A. W. 1970. — Nomenclator generum et familiarum diplopodorum: A list of the genus and family-group names in the Class Diplopoda from the tenth edition of Linnaeus, 1758, to the end of 1957. *Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging*, Amsterdam 5: xii + 1-412.

Latzel R. 1884. — *Die Myriopoden der Österreichisch-Ungarischen Monarchie*. Wien, H. 2: xii + 1-414.

Manfredi P. 1932. — Miriapodi raccolti in Albania dalla Spedizione Scientifica dell'Instituto Zoologico di Padova, nel 1930. *Atti della Accademia del Veneto-Trentino-Istriana*, Selci Umbro 22: 111-114.

— 1945. — Miriapodi dell'Albania raccolti de L. Boldori. *Atti della Società italiana di Scienze Naturale* 84: 21-32.

Mrsic N. 1987. — *Schizmohetera sketi* n.g., n.sp. (Diplopoda, Neoatractosomatidae). *Bioloski vestnik* 35 (1): 77-82.

— 1988. — Polydesmida (Diplopoda) of Yugoslavia. *Razprave IV. Razreda Sazu*: 70-112.

— 1993. — The fauna of Diplopods (Diplopoda) of Macedonia. *Razprave IV. Razreda Sazu* 34 (2): 19-44.

Read H. J. 1992. — The generic composition of the Cylindroiulini. *Berichte der Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck*, suppl. 10: 11-14.

Strasser K. 1962. — Die Typhloiulini (Diplopoda Symphyognatha). *Atti del Museo civico di Storia Naturale di Trieste* 23 (1): 1-77.

— 1966. — Über Diplopoden Bulgariens. *Annales Zoologici, Polska Akademia Nauk* 23 (12): 325-385.

— 1970. — Über griechische Diplopoden (Griechenland, Korfu, Kreta, Ost-Ägäis). *Senckenbergiana Biologica* 51 (3-4): 235-253.

— 1971. — Diplopoda. *Catalogus faunae Jugoslaviae*, Ljubljana III/4: 1-50.

— 1973. — Zwei neue griechische *Acanthopetalum*-Arten (Diplopoda Callipodida). *Fragmenta Entomologica* 8 (5): 237-245.

— 1974. — Über Diplopoda-Chilognatha Griechenlands. *Revue Suisse de Zoologie* 81 (1) : 219-300.

— 1976. — Über Diplopoda-Chilognatha Griechenlands, II. *Revue Suisse de Zoologie* 83 (3) : 579-645.

Verhoeff K. W. 1897. — Ueber Diplopoden aus Bosnien, Herzegowina und Dalmatien. I. Theil: Polydesmidae, II. und III. Theil: Chordeumidae und Lysiopetalidae. *Archiv für Naturgeschichte* 63A: 139-146, 147-156, 181-204.

— 1898. — Ueber Diplopoden aus Bosnien, Herzegowina und Dalmatien. IV. Theil: Julidae. *Archiv für Naturgeschichte* 64A: 119-160.

— 1899. — Diplopodenfauna von Bosnien, in Hercegovina und Dalmatien. *Wissenschaftliche Mitteilungen aus Bosnien und der Herzegowina* 6: 1-22.

— 1900. — Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriopoden. X. Aufsatz. Zur Vergleichende Morphologie, Phylogenie, Gruppen- und

Artsystematik der Lysiopetaliden. *Zoologische Jahrbücher, Systematik* 13 (1): 36-70.
— 1901. — Beiträge zur Kenntniss paläarktischer Myriopoden. XX. Aufsatz: Diplopoden des östlichen Mittelmeergebietes. *Archiv für Naturgeschichte*, Jg. 1901, 1 (3): 241-270.
— 1903. — Ueber Diplopoden. 2. Aufsatz: Griechische Tausendfüssler. *Archiv für Naturgeschichte*, Jg. 1903, 1 (1): 135-153.
— 1909. — Über einige Isopoden und Myriapoden aus Montenegro und Albanien. Gesammelt durch Herrn O. Wohlberedt. *Wissenschaftliche Mitteilungen aus Bosnien und der Herzegowina* 11: 1-8.
— 1910. — Über Diplopoden. 11.-15. Aufsatz (31.-35.): Beiträge zur Kenntnis der Glomeriden, Juliden, Ascospermorpha und Lysiopetaliden, sowie zur Fauna Siziliens, Untersuchungen über Art- und Gruppensystematik, Morphologie, nachembryonale Entwicklung, Biologie und Geographie. *Nova Acta*, Halle 92 (2): 138-448.
— 1923. — Zur Kenntnis der Palästina-Chilognathen und über einige andere mediterrane Formen. 93. Diplopoden-Aufsatz. *Archiv für Naturgeschichte* 89A: 112-157.
— 1932. — Diplopoden-Beiträge. (124. Diplopoden-Aufsatz). *Zoologische Jahrbücher, Systematik* 62 (5/6): 469-524.
— 1952.— Weitere Beiträge zur Kenntnis der Isopoden und Diplopodenfauna von Ischia und Capri. *Bonner zoologische Beitrage* 3: 125-150.

Submitted for publication on 28 August 1996;
accepted on 3 October 1996.

CHECKLIST OF DIPLOPODA OF ALBANIA AND ADJACENT LANDS

A Taxa cited from Albania by Ceuca (1992) and our new species/records;
Mo from Montenegro (Cerna Gora) by Attems (1959) and/or Strasser (1971);
Ma from Macedonia (ex-yugoslav) by Strasser (1971);
nG from Epirus (including Corfu) and/or Greek Macedonia (also unpublished data);
(*) junior synonyms; (?) doubtful taxa.

Taxa	Cited by
POLYXENIDA	
POLYXENIDAE	
Polyxenus lagurus Linnaeus, 1758	Attems 1929, 1959 (Ma)
Polyxenus macedonicus Verhoeff, 1952	(Ma)
GLOMERIDA	
GLOMERIDELLIDAE	
Albanoglomus ljubetensis Attems, 1929	auct., Attems 1959 (Ma)
Typhloglomeris coeca Verhoeff, 1898	Mo)
GLOMERIDAE	
Glomerini	
Glomeris balcanica Verhoeff, 1906	(nG)
Glomeris conspersa porphyrea C. L. Koch, 1847	(Mo)
Glomeris hexasticha Brandt, 1833	Verhoeff 1932; Attems 1929, 1949; (A, Ma, Mo)
var. *ambigua* (Haase, 1886)	Attems 1929
var. *vallicola* Verhoeff, 1906	Attems 1929
Glomeris pulchra pulchra C. L. Koch, 1847	Attems 1929, 1959 (Mo)
var. *conjuncta* Attems, 1927	Attems 1929
var. *wohlberedti* Verhoeff, 1909	auct.
var. *verhoeffi* Attems, 1927	auct.
var. *discreta* Attems, 1927	Manfredi 1945
Glomeris pustulata Latreille, 1804	(A)
Haploglomerini	
Haploglomeris multistriata (C. L. Koch, 1844)	(Mo)
Onychoglomerini	
Onychoglomeris herzogowinensis (Verhoeff, 1898)	auct., Attems 1929, 1959 (A) (Mo) (nG)
? = *Onychoglomeris herzogowinensis media* Attems, 1935	auct., Attems 1959 (A)

Taxa	Cited by
Trachysphaerini	
Hyleoglomeris epirotica (Mauriès, 1966)	(nG)
Trachysphaera acutula (Latzel, 1884)	(nG)
Trachysphaera corcyrea Verhoeff, 1900)	(nG)
Trachysphaera costata (Waga, 1858)	Attems 1929, 1959 (Ma) (nG)
? = *Trachysphaera rotundata* (Lignau, 1911)	(nG)
Trachysphaera schmidtii (Heller, 1858)	
= *nodulifera* (*) (Verhoeff, 1906)	auct., Attems 1929, 1949, 1959 (A)
Tribus incertae sedis	
Epiromeris aelleni Strasser, 1976	(nG)
POLYDESMIDA	
PARADOXOSOMATIDAE	
Metonomastus petrelensis n.sp.	(A)
Stosatea simoni (Daday, 1889)	(A) (Mo) (nG)
(?) *Stosatea cretica* (Verhoeff, 1901)	? (A)
Stosatea granulata Daday, 1889	(nG)
Stosatea minima Strasser, 1976	(nG)
Stosatea sp., aff. *ladrense* (Pregl, 1883)	Strasser 1974 (nG)
Strongylosoma stigmatosum (Eichwald, 1830), non *pallipes* (Olivier, 1792)	auct., Attems 1929, 1949, 1959; Verhoeff 1932 (A, Ma)
XYSTODESMIDAE	
Melaphe vestita (C. L. Koch, 1847)	Attems 1929, 1959
Ochridaphe albanica Verhoeff, 1932	auct. (A) (Ma)
POLYDESMIDAE	
Brachydesmus cernagoranus Attems, 1912	(Mo)
Brachydesmus cornutus Attems, 1903	(Mo)
Brachydesmus dalmaticus Latzel, 1884	(Mo)
Brachydesmus herzogowinensis Verhoeff, 1897	(Ma) (A)
Brachydesmus lapidivagus Verhoeff, 1897	(Mo)
Brachydesmus ljubetensis Attems, 1912	auct., Attems 1929 (Ma)
Brachydesmus lobifer Verhoeff, 1897	(Mo)
Brachydesmus peristerensis Verhoeff, 1932	(Ma)
Brachydesmus stygivagus Verhoeff, 1899	(Mo)
Brachydesmus subterraneus Heller, 1858	Attems 1929, 1949 (A) (Mo)
Brachydesmus vermosanus Attems, 1929	auct., Attems 1959 (Mo)
Brachydesmus zawalanus Attems, 1912	(Mo)
Polydesmus collaris C.L. Koch, 1847	Attems, 1929, 1949 (A) (Ma, Mo)
Polydesmus collaris tussilaginis Verhoeff, 1897	Attems 1959
Polydesmus complanatus (Linnaeus, 1758)	
= *Polydesmus complanatus illyricus* (*) Verhoeff, 1895	Attems 1929, 1949, 1959 (A) (Mo, Ma) (nG)
Polydesmus herzogowinensis Verhoeff, 1897	Attems 1929, 59; Manfredi 1945 (A) (Ma, Mo) (nG)
Polydesmus mediterraneus Daday, 1889	Verhoeff 1901; Attems 1929, 1959; Manfredi 1945 (A) (Mo)
Polydesmus mediterraneus oertzeni Verhoeff, 1901	auct. (nG)
Polydesmus mediterraneus martensi Strasser, 1967	(nG)
Polydesmus varians Strasser, 1976	(nG)
Polydesmus wardaranus Verhoeff, 1937	Attems 1959 (Ma)
CHORDEUMATIDA	
ANTHROLEUCOSOMATIDAE *s.l.*	
Anamastigona albanensis n.sp.	(A)
Paeonisoma faucium Verhoeff, 1932	auct. (A) (Ma)
CHORDEUMATIDAE	
Melogona broelemanni (Verhoeff, 1897)	Attems 1929, 1949, 1959 (A) (Ma) (nG)

Taxa	Cited by
Melogona broelemanni albanica (Verhoeff, 1901)	auct., Attems 1929, 1959 (A)
Melogona broelemanni banatica (Verhoeff, 1899)	Attems 1959
HAASEIDAE	
Haasea lacusnigri Gulicka, 1968	(Mo)
HETEROLATZELIIDAE	
Heterolatzelia cornuta Gulicka, 1968	(Mo)
Heterolatzelia durmitorensis Gulicka, 1968	(Mo)
Heterolatzelia nivalis absoloni Attems, 1951	(Mo)
NEOATRACTOSOMATIDAE	
Neoatractosoma herzegowinense Verhoeff, 1901	(Mo)
FAMILIA INCERTAE SEDIS	
Epirosomella loebli Strasser, 1976	(nG)
CALLIPODIDA	
DORYPETALIDAE	
Dorypetalum degenerans (Latzel, 1884)	Attems 1929, 1959 (Ma)
Dorypetalum degenerans bosniense (Verhoeff, 1897)	Attems 1959
? = *Dorypetalum trispiculigerum* Verhoeff, 1900	(nG)
SCHIZOPETALIDAE	
Schizopetalini	
Callipodella fasciata (Latzel, 1882)	Attems 1929, 1959
? = *C. trifasciata* (Daday, 1899), ? = *C. dorsovittata* (Verhoeff, 1900)	(A, Ma, Mo, nG)
Callipodella mostarensis (Verhoeff, 1901)	Attems 1929, 1959 (A, Mo)
Callipodella mostarensis kerkana Verhoeff, 1929	Attems 1959 (Mo)
Dischizopetalum illyricum (Latzel, 1884)	Attems 1959
Apfelbeckiini	
Apfelbeckia albanica Verhoeff, 1941	auct., Attems 1959 (A, Mo)
Apfelbeckia albosignata Verhoeff, 1901	Attems 1929, 1959 (Mo)
Apfelbeckia lendenfeldi Verhoeff, 1901	auct. (Mo)
Apfelbeckia lendenfeldi miraculosa Attems, 1951	(Mo)
Apfelbeckia lendenfeldi flavipes Attems, 1929	auct. (A)
Apfelbeckia hessei Verhoeff, 1929, var. *boldorii*	Manfredi 1945, auct. (A)
Apfelbeckia wohlberedti Verhoeff, 1909	auct., Attems 1959 (A) (Mo)
Himatiopetalum ictericum (C. L. Koch, 1867)	(nG)
Prolysiopetalini	
Prolysiopetalum scabratum (C. L. Koch, 1867)	(nG)
Acanthopetalini	
Acanthopetalum (*A.*) *albidicolle* Verhoeff, 1900	(A) (nG)
Acanthopetalum (*A.*) *sicanum* (Berlese, 1883)	(nG)
Acanthopetalum (*A.*) *sicanum epiroticum* Attems, 1935	(nG)
Acanthopetalum (*A.*) *furculigerum patens* Strasser, 1973	(nG)
Acanthopetalum (*A.*) *furculigerum transitionis* Strasser, 1976	(nG)
Acanthopetalum (*A.*) *subpatens* n.sp.	(A)
Acanthopetalum (*Petalysium*) *carinatum* (Brandt, 1840)	Attems 1929, 1959; Manfredi 1945 (A, Mo, Ma)
= *Acanthopetalum* (*P.*) *albanicum* (*) (Verhoeff, 1932)	auct., Attems 1959 (A) (Ma)
= *Acanthopetalum* (*P.*) *comma* (*)(Verhoeff, 1900)	(nG)
= *Acanthopetalum* (*P.*) *macedonicum* (*)Verhoeff, 1923	Attems 1929, 1959 (Ma)
= *Acanthopetalum* (*P.*) *thessalorum* (*)(Verhoeff, 1901)	Attems 1929, 1959 (A)
= *Acanthopetalum* (*P.*) *thessalorum lychnitis* (*) (Verhoeff, 1932)	(A) (Ma)
JULIDA	
NEMASOMATIDAE	
Nemasoma varicorne C. L. Koch, 1847	Attems 1929, 1949 (Ma)
BLANIULIDAE	
Nopoiulus kochii (Gervais, 1847) = *pulchellus* (*) (C. L. Koch, 1838) = *venustus* (*)(Meinert, 1868)	(Ma, nG)

Taxa	Cited by
= *armatus* (*) (Nemec, 1895) = *atticus* (*)Verhoeff, 1925	Attems 1959
JULIDAE	
Brachyiulini	
Brachyiulus apfelbeckii Verhoeff, 1898	Attems 1929, 1959 (A, Mo, nG)
= *Brachyiulus apfelbecki uncilobus* (*) Attems, *nom. nud.*	Attems 1959 (Mo)
Brachyiulus lusitanus Verhoeff, 1898	(nG) (Ma)
Brachyiulus pusillus (Leach, 1814)	Verhoeff 1901; Attems 1929,
= *Brachyiulus littoralis* (*) Verhoeff, 1898	1949, 1959 (A, Mo)
Brachyiulus stuxbergi (Fanzago, 1875)	(nG)
Brachyiulus varibolinus Attems, 1904	(A, nG)
= *Brachyiulus beratinus* (*) Manfredi, 1945	auct.
Megaphyllum austriacum (Latzel, 1884)	(Mo)
Megaphyllum bosniense (Verhoeff, 1897)	Attems 1927, 1929, 1959 (A, Mo, Ma)
Megaphyllum bosniense flavopictum (Attems, 1929)	auct.
Megaphyllum carniolense (Verhoeff, 1896)	Attems 1949 (Mo)
Megaphyllum crassum (Attems, 1929)	auct., Attems 1959 (Ma)
Megaphyllum dentatum (Verhoeff, 1898)	Attems 1927, 1929, 1959 (A, Ma)
Megaphyllum hercules (Verhoeff, 1901)	auct., Attems 1929, 1959; Manfredi 1945; (A, Ma, nG)
Megaphyllum imbecillum (Latzel, 1884)	Attems 1949 (nG) (A)
Megaphyllum karschi (Verhoeff, 1901)	auct., Attems 1929, 1959 (nG)
Megaphyllum macedonicum (Strasser, 1976)	(nG)
Megaphyllum margaritatum epiroticum (Strasser, 1976)	(nG)
Megaphyllum metsovoni (Strasser, 1976)	(nG)
Megaphyllum monticola (Verhoeff, 1898)	Attems 1929, 1959 (A, Mo)
Megaphyllum recticauda (Attems, 1903)	(nG)
Megaphyllum recticauda discrepans (Strasser, 1976)	(nG)
Megaphyllum rubidicolle (Verhoeff, 1901)	(nG)
Megaphyllum unilineatum (C. L. Koch, 1838)	Attems 1929, 1949, 1959
Pachyiulini	
Acanthoiulus fuscipes (C. L. Koch, 1847)	Attems 1929, 1959 (A, Mo, Ma, nG)
= *Acanthoiulus fuscipes bosniensis* (*) (Verhoeff, 1895)	Attems 1929, 1959; Manfredi 1945
= *Acanthoiulus fuscipes idriensis* (*) (C. L. Koch, 1847)	Manfredi 1932
= *Acanthoiulus fuscipes simplex* (*) (Verhoeff, 1910)	auct., Attems 1929, 1959
var. *krohnii* (Verhoeff, 1898)	Attems 1929, 1959 (Mo)
var. *leuconotus* (Latzel, 1884)	Attems 1929, 1959 (Mo)
Pachyiulus apfelbecki Verhoeff, 1901	(nG)
Pachyiulus cattarensis (Latzel, 1884)	Verhoeff 1901; Attems 1929, 1959; Manfredi 1932, 1945 (A, Mo, Ma, nG)
var. *pseudounicolor* Verhoeff, 1923	Attems 1959 (Ma)
? = *Pachyiulus longelobulatus* (*) Attems, 1904	(A) (nG)
Pachyiulus dentiger Verhoeff, 1901	auct., Attems 1929, 1959
Pachyiulus marmoratus Verhoeff, 1901	(nG)
Pachyiulus varius (Fabricius, 1781)	Attems 1929, 1949, 1959; Manfredi 1945 (A, Mo, nG)
= var. *pallipes* (*)Manfredi, 1945	auct.
= *Pachyiulus apfelbecki* (*) Verhoeff, 1901	(nG)
= *Pachyiulus flavipes* (*)(C. L. Koch, 1847)	Attems 1929, 1959 (A) (nG)
= *Pachyiulus oenologus* (*) Berlese, 1885	
Pachyiulus hungaricus (Karsch, 1881)	Attems 1929, 1959 (A, Mo, Ma, nG)
Pachyiulus venetus Verhoeff, 1926	Manfredi 1945; Attems 1949
Pachyiulus valonensis Verhoeff, 1901	Attems 1929, 1959 (nG)
Ommatoiulini	
Ommatoiulus sabulosus (Linnaeus, 1758)	Attems 1929, 1949, 1959 (A, M)

Taxa	Cited by
Leptoiulini + Typhloiulini	
Leptoiulus (*Proleptoiulus*) *trilineatus* (C. L. Koch, 1847)	Attems 1929, 1949, 1959 (A, Ma, Mo)
Leptoiulus (*P.*) *trilineatus plasensis* Verhoeff, 1908	Attems 1959 (Mo)
Leptoiulus (*Oroiulus*) *cernagoranus* (Attems, 1927)	(Mo)
Leptoiulus (*Oroiulus*?) *discophorus* (Attems, 1927)	auct., Attems 1929, 1959 (A, Mo)
Leptoiulus (*O.*) *durmitorius* (Attems, 1927)	(Mo)
Leptoiulus (*O.*) *hauseri* Strasser, 1976	(nG)
Leptoiulus (*O.*) *jaroslavi* **nom. nov.**[1]	auct., Attems 1959 (A, nG)
Leptoiulus (*O.*) *laetedorsalis* (Verhoeff, 1898)	(Mo)
Leptoiulus (*O.*) *macedonicus* (Attems, 1927)	Attems 1929, 1959 (Ma, A)
Leptoiulus (*O.*) *matulicii* (Verhoeff, 1901)	(Mo)
Leptoiulus (*O.*) *pentheri* (Attems, 1927)	auct., Attems 1929, 1959
Leptoiulus (*O.*) *sarajevensis* Verhoeff, 1898	Attems 1927, 1929, 1959 (Ma, Mo)
= *Macedoiulus storkani* (*) Verhoeff, 1932, **syn. n.**[1]	Attems 1959 (Ma)
Leptotyphloiulus coeruleoalbus Verhoeff, 1899	auct. (A)
Typhloiulus albanicus Attems, 1929	auct., Attems 1959 (Ma)
Typhloiulus beroni n.sp.	(A)
Typhloiulus ganglbaueri Verhoeff, 1899	(Mo)
Typhloiulus psilonotus Latzel, 1884	(Mo)
Cylindroiulini	
Cylindroiulus boleti (C. L. Koch, 1847)	Attems 1927, 1929, 1949, 1959 (Ma, Mo)
Cylindroiulus (?) *luridus* (C. L. Koch, 1847)	Attems 1949
Enantiulus nanus acutus (Attems, 1929)	auct., Attems 1959
Oncoiulini	
Chromatoiulus podabrus podabrus (Latzel, 1884)	Attems 1929, 1959 (A, Mo, Ma, nG)
Chromatoiulus podabrus bosniensis (Latzel, 1888)	Attems 1929, 1959 (A, Mo, Ma)
Chromatoiulus (?) *hamuligerus* (Verhoeff, 1932) ♀	Attems 1959 (A, Ma)
Telsonius nycteridonis Strasser, 1976	(nG)
Unciger foetidus (C. L. Koch, 1838)	Attems 1949, 1959
Unciger transsilvanicus (Verhoeff, 1899)	Attems 1949, 1959
Paectophyllini	
Macheirioiulus compressicauda Verhoeff, 1901	Attems 1959 (nG)
POLYZONIDA	
POLYZONIIDAE	
Polyzonium germanicum Brandt, 1831	Attems 1929, 1949, 1959 (A, Ma)
= *Polyzonium germanicum albanicum* (*) Verhoeff, 1932	auct., Attems 1959
HIRUDISOMATIDAE	
Hirudisoma hirsutum Verhoeff, 1901	(nG)
PLATYDESMIDA	
ANDROGNATHIDAE	
Dolistenus savii Fanzago, 1874	(nG)
Fioria mediterranea (Daday, 1889)	(nG)
Plutodesmus typhlus (Daday, 1889)	(nG)

1. Even a superficial comparison of the available descriptions and illustrations of *Leptoiulus sarajevensis* (see Verhoeff 1898; Attems 1927) and *Macedoiulus storkani* (see Verhoeff 1932) leaves no doubt whatever that we face the same creature. Hence the above new synonymy, analogous to that of *Macedoiulus* Verhoeff, 1932, under *Leptoiulus* Verhoeff, 1894, syn. n. Indeed, the only real autapomorphy of *Macedoiulus* vis-à-vis *Leptoiulus* appears the somewhat reduced flagellum of the peltogonopods (male P.8), a highly unstable character which often tends to be lost independently in various julid (and not other) lineages, being at most species-specific. The missing velum on the gonopods proper (male P.9) as well as some other features claimed by Verhoeff (1932) to distinguish his *Macedoiulus* from *Leptoiulus* do not really hold, being shared with some other assumed congeners (see also dicussion above). Unfortunately, the above synonymy requires a new

name to be chosen for *Leptoiulus storkani*, a species proposed by Verhoeff (1932) just two pages following the description of *Macedoiulus storkani*. To avoid homonymy, and still honour Dr. Jaroslav Storkan, the replacement name *Leptoiulus jaroslavi*, nom. nov., is herewith proposed. Interestingly, Strasser (1976) has reported both *sarajevensis* (sub *Macedoiulus storkani*) and *jaroslavi* (sub *Leptoiulus storkani*) from Albania, without mentioning any pertinent material. Hence he seems to have corrected Attems (1929, 1959), who had erroneously placed some neighbouring ex-yugoslav localities in Albania, and introduced some more of his own errors...

Addendum

Only a short time after the redaction of our text, we realize that some recent and interessant works of Mrsic 1987, 1988 and 1993, concerning Macedonia, was remained unknown of us. The last gives the list and chorology of Millipedes of Macedonia, sixty species, of which seventeen are new for Science and Macedonia: *Glomeris pulchra* C. L. Koch, 1847; *Glomeris balcanica* Verhoeff, 1906; *Oxidus gracilis* C. L. Koch, 1847; *Brachydesmus henrikenghoffi* Mrsic, 1993; *Brachydesmus macedonicus* Mrsic, 1988; *Polydesmus collaris tussilaginis* Verhoeff, 1929; *Polydesmus jawlowskii* Strasser, 1966; *Polydesmus juergengruberi* Mrsic, 1993; *Polydesmus mediterraneus oertzeni* Verhoeff, 1901; *Polydesmus renschi* Schubart, 1934; *Schizmohetera sketi* Mrsic, 1987; *Megaphyllum transsilvanicum* (Verhoeff, 1897); *Megaphyllum unilineatum* (C. L. Koch, 1847); *Rhodopiella beroni* Strasser, 1966; *Cylindroiulus arborum* (Verhoeff, 1928); *Cylindroiulus luridus* (C. L. Koch, 1847); *Unciger foetidus* (C. L. Koch, 1838).

Nouvelle contribution à la connaissance du genre *Ctenophilus* Cook, 1896, à répartition géographique disjointe (Myriapoda, Chilopoda, Geophilomorpha, Schendylidae)

Luis Alberto PEREIRA
Museo de La Plata, 1900, La Plata (Argentine)

Jean-Marie DEMANGE
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

MOTS CLÉS
éthiopienne,
néotropicale,
Myriapoda,
Chilopoda,
Geophilomorpha,
Schendylidae.

RÉSUMÉ
Douze espèces de *Ctenophilus* Cook, 1896 sont actuellement considérées comme valides. La liste des taxa éthiopiens et néotropicaux est donnée. *Ctenophilus amieti* (Demange, 1963), *Ctenophilus corticeus* (Demange, 1968), *Ctenophilus oligopodus* (Demange, 1963) et *Ctenophilus pratensis* (Demange, 1963) sont à nouveau décrits et figurés. *Pleuroschendyla magna* Demange, 1963 est synonyme de *Ctenophilus amieti* (Demange, 1963). Des documents supplémentaires sur *Ctenophilus edentulus* (Porat, 1894) et *Ctenophilus nesiotes* (Chamberlin, 1918) sont donnés à partir de spécimens-types ou d'un nouveau matériel additionnel.

KEY WORDS
Ethiopian,
neotropical,
Myriapoda,
Chilopoda,
Geophilomorpha,
Schendylidae.

ABSTRACT
Twelve species of *Ctenophilus* Cook, 1896 are regarded as valid. Known Ethiopian and neotropical taxa are listed. *Ctenophilus amieti* (Demange, 1963), *Ctenophilus corticeus* (Demange, 1968), *Ctenophilus oligopodus* (Demange, 1963) and *Ctenophilus pratensis* (Demange, 1963) are redescribed and figured from type and/or non type specimens. *Pleuroschendyla magna* Demange, 1963 is considered to be a synonym of *Ctenophilus amieti* (Demange, 1963). Additional informations on *Ctenophilus edentulus* (Porat, 1894) and *Ctenophilus nesiotes* (Chamberlin, 1918) are given from type and/or additional specimens.

INTRODUCTION

Le genre *Ctenophilus* Cook, 1896 est d'un intérêt phylogénétique et biogéographique particulier. Il est le seul genre parmi les Schendylidae à être caractérisé par la fusion des pleurites maxillaires des secondes maxilles avec le bord postéro-interne du coxosternum, état apomorphe du caractère. Chez tous les autres genres de la famille, les pleurites ne sont pas fusionnés au coxosternum, état plésiomorphe du caractère. Le genre présente une distribution de type amphi-atlantique. Il est présent en Afrique avec onze espèces connues à ce jour et également dans la région néotropicale mais beaucoup moins largement représenté, avec une seule espèce dans la zone des Caraïbes.
Deux espèces du genre ont été décrites de nouveau dans une précédente contribution (Pereira & Demange 1991).
Nous avons l'occasion d'étudier dans cette note un nouveau matériel comprenant notamment des types d'autres espèces complétant et enrichissant nos connaissances du genre.
Les documents publiés représentent les résultats d'une étude effectuée à Paris, au Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum national d'Histoire naturelle.

ABRÉVIATIONS
MNHN Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
MCZ Museum of Comparative Zoology, Harvard
MRAC Musée Royal d'Afrique Centrale, Tervuren

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ctenophilus Cook, 1896

Ctenophilus – Cook 1896a : 71 (*nomen nudum*) ; 1896b : 36 ; 1899 : 305. – Attems 1903 : 195 : 1929 : 99. – Crabill 1960 : 155. – Pereira 1981 : 179 ;

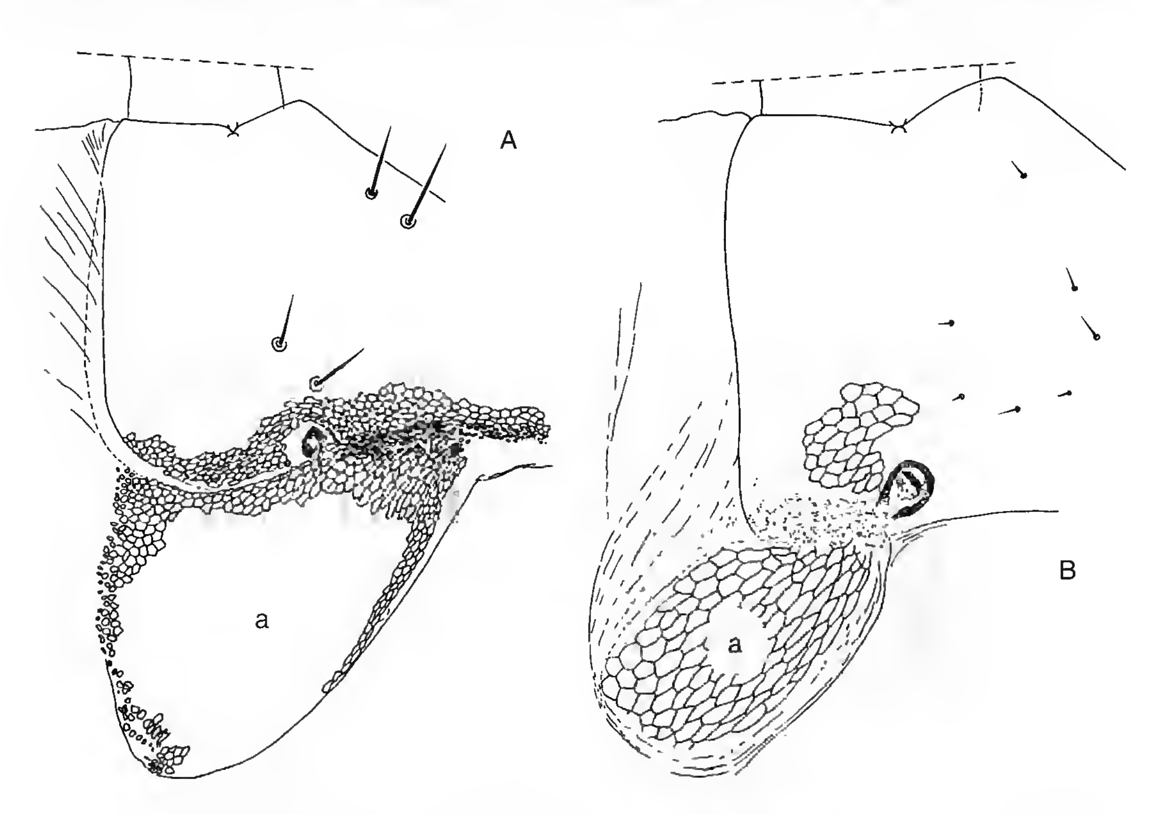


FIG. 1. — **A**, *Ctenophilus amieti* (Demange, 1963) (référence *Pleuroschendyla magna*, holotype ♀), coxosternum et pleurite de la seconde maxille droite, vue ventrale (**a**, pleurite) ; **B**, *Schendylurus pumicosus* Demange, 1963, ♀ (Côte d'Ivoire : Mont Nimba), coxosternum et pleurite de la seconde maxille droite, vue ventrale (**a**, pleurite).

1981 : 11 ; 1982 : 147. – Pereira & Demange 1991 : 82.

Pleuroschendyla – Brölemann & Ribaut 1911 : 192 ; 1911 : 220 ; 1912 : 97, 110. – Chamberlin 1918 : 159, 262. – Brölemann 1926 : 149. – Attems 1928 : 128 ; 1929 : 86. – Fahlander 1937 : 1 ; Chamberlin 1951 : 97. – Demange 1963 : 46 ; 1968 : 283, 284. – Mauriès 1968 : 770.

ESPÈCE-TYPE. — *Ctenophilus africanus* Cook, 1896, désignée par Cook (1899 : 305).

DISTRIBUTION. — Caraïbes (Haïti) et Afrique (Gabon, Cameroun, Zaïre, Liberia, Angola, Togo, Côte d'Ivoire et Bénin).

ESPÈCES COMPRISES DANS LE GENRE. — *C. africanus* Cook, 1896 (Liberia : Monrovie, Mont Coffee) ; *C. amieti* (Demange, 1963) (Côte d'Ivoire : Mont Nimba) ; *C. angolae* (Chamberlin, 1951) (Zaïre ; Gombe Louzi, Thysville : Angola : Dundo) ; *C. edentulus* (Porat, 1894) (Cameroun : Bonge, Olounou ; Gabon : Makokou, Bélinga) ; *C. chevalieri* (Brölemann et Ribaut, 1911) (Côte d'Ivoire : Bouroukrou) ; *C. corticeus* (Demange, 1968) (Gabon : Bélinga) ; *C. nesiotes* (Chamberlin, 1918) (Haïti : Diquini, Jacmel) ; *C. nitidus* (Brölemann, 1926) (Bénin : Athiémé) ; *C. oligopodus* (Demange, 1963) (Côte d'Ivoire : Mont Nimba) ; *C. paurodus* Cook, 1896 (Togo : Bismarckburg) ; *C. pratensis* (Demange, 1963) (Côte d'Ivoire : Mont Nimba) et *C. simplex* Cook, 1896 (Togo : Bismarckburg).

DIAGNOSE

Pleurites des secondes mâchoires fusionnés au bord postéro-interne du coxosternum (Fig. 1A) ; griffe apicale du télopodite des secondes maxilles pectinée sur les bords ventral et dorsal. Sternites avec champs poreux. Dernière paire de pattes de sept articles ; prétarse en forme de petit tubercule

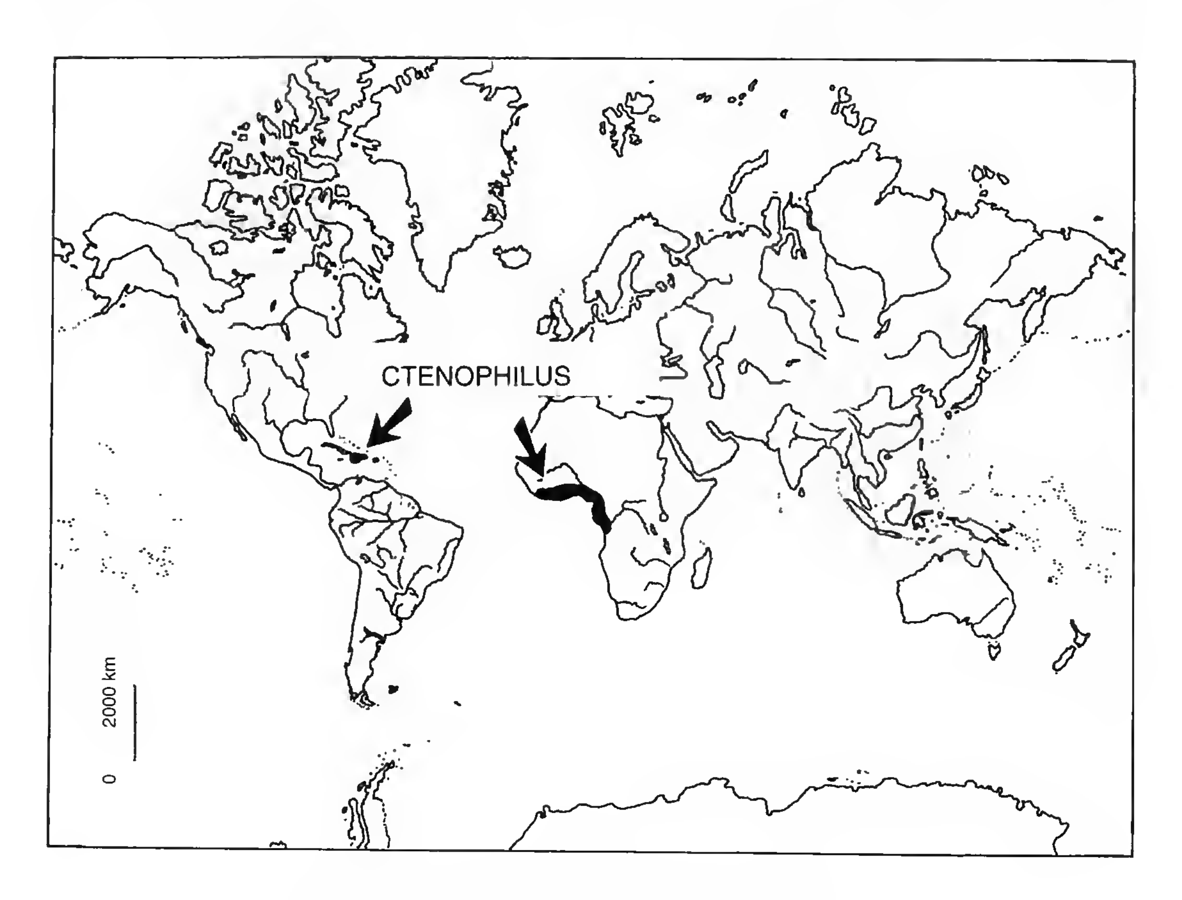


FIG. 2. — Distribution géographique du genre *Ctenophilus* Cook, 1896.

pileux ou remplacé par une petite épine ; coxopleures du dernier segment pédifère avec deux organes coxaux internes de structure complexe (« glandes coxales hétérogènes » dans le sens de Brölemann & Ribaut 1912).

Ctenophilus amieti (Demange, 1963) (Figs 3-7)

Pleuroschendyla amieti Demange, 1963 : 47 ; 1968 : 285. – Mauriès 1968 : 771.

Pleuroschendyla magna Demange, 1963 : 49 (syn. nov.). – Demange 1968 : 285. – Mauriès 1968 : 771.

Ctenophilus amieti – Pereira & Demange 1991 : 92.

Ctenophilus magnus – Pereira & Demange 1991 : 93. – Demange 1993 : 109, 110.

MATÉRIEL-TYPE EXAMINÉ. — **Côte d'Ivoire.** Mont Nimba, A. V. n° 51 Prairie, 900 m plateau Zouguépo, 11.XII.1956, holotype ♂ (référence *Pleuroschendyla amieti*), à 75 paires de pattes, longueur du corps 20 mm ; allotype ♀ (référence *Pleuroschendyla amieti*) à 77 paires de pattes, longueur du corps 35 mm (MNHN coll. Myriapodes 201). — Mont Nimba, 125 Sa Savane à Andropogon, vers Bakoré, 500 m, 8.X.1956, holotype ♀ (référence *Pleuroschendyla magna*) à 71 paires de pattes, corps de 68 mm de long (MNHN coll. Myriapodes M. 205).

AUTRE MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Côte d'Ivoire.** Mont Nimba, 89 Pb Prairie, 1400 m, piste de Zouguépo, 11.XII.1951, 1 ♂ à 73 paires de pattes, corps de 53 mm de long (spécimen A) ; 1 ♀ à 79 paires de pattes, 40 mm de long ; 1 exemplaire incomplet. — 110 S Savane, route Ziéla, Kéoulenta 50 m, route Nord, 1,5 km de la base, 550 m, 3.IX.1956, 1 ♀ à 77 paires de pattes, 55 mm de long. — A. V. n° 51 Prairie, 900 m, plateau Zouguépo, 16.III.1957, 1 ♀ à 79 paires de pattes, 70 mm de long (tous les spécimens étiquetés *Pleuroschendyla amieti*) (MNHN coll. Myriapodes M. 201). — Mont Nimba, 39 Pa Prairie, 1000 m, piste Bié, 2.IX.1951, 1 ♀ à 73 paires de pattes, 55 mm de long. — 125 Sd Savane à Andropogon, vers Bakoré, 500 m, 8.X.1956, 1 ♂ à 73 paires de pattes, 49 mm de long (les deux spécimens étiquetés *Pleuroschendyla magna*) (MNHN coll. Myriapodes M. 205).

LOCALITÉ-TYPE. — Côte d'Ivoire. Mont Nimba : Zouguépo.

DISTRIBUTION. — Côte d'Ivoire. Mont Nimba : Bié, Bossou, Zouguépo et Kéoulenta.

DIAGNOSE
Espèce de *Ctenophilus* avec des champs poreux sur les sternites antérieurs seulement. Elle peut être facilement reconnue car c'est la seule à posséder une carène chitineuse interne entourant les champs poreux (Figs 5C-G, 7C, D). La forme du sternite du dernier segment pédifère des deux sexes est très caractéristique (Figs 6A, 7F), de même que la présence de soies sensorielles claviformes sur les bords apicaux interne et externe du dernier article antennaire, ainsi qu'à l'apex (cette dernière position est très inhabituelle) (Fig. 3C).

REMARQUES
Pleuroschendyla amieti et *Pleuroschendyla magna* ont été décrites comme des espèces différentes. Les caractères morphologiques utilisés pour les séparer sont le nombre de paires de pattes, la longueur du corps, le nombre de dents de l'arc médian du labre et la forme des dents des pièces latérales. Nous considérons aujourd'hui qu'il ne s'agit pas de caractères spécifiques mais de variations morphologiques qui ne justifient pas la distinction de deux espèces différentes. Tous les spécimens déterminés *Pleuroschendyla amieti* et *Pleuroschendyla magna* à l'origine présentent une autapomorphie : présence d'une carène chitineuse interne arquée près des champs poreux (apodème ?) (Figs 5C-G, 7C, D). Chez tous ces spécimens, la forme du sternite du dernier segment pédifère est celle illustrée dans les figures 6A et 7F et des soies sensorielles claviformes antennaires sont présentes sur les bords apicaux externe et interne ainsi qu'à l'apex (Fig. 3C). Tous les autres caractères sont identiques chez tous les spécimens. Nous considérons ici que tous les spécimens appartiennent à une seule et même espèce. Le nom de *amieti* est prioritaire.
Plusieurs caractéristiques de détail ne sont pas mentionnées dans les descriptions originales des deux espèces. Nous profitons de l'occasion qui nous est offerte ici pour publier la nouvelle description suivante.

NOUVELLE DESCRIPTION
Mâle
(spécimen A, déterminé *Pleuroschendyla amieti*)

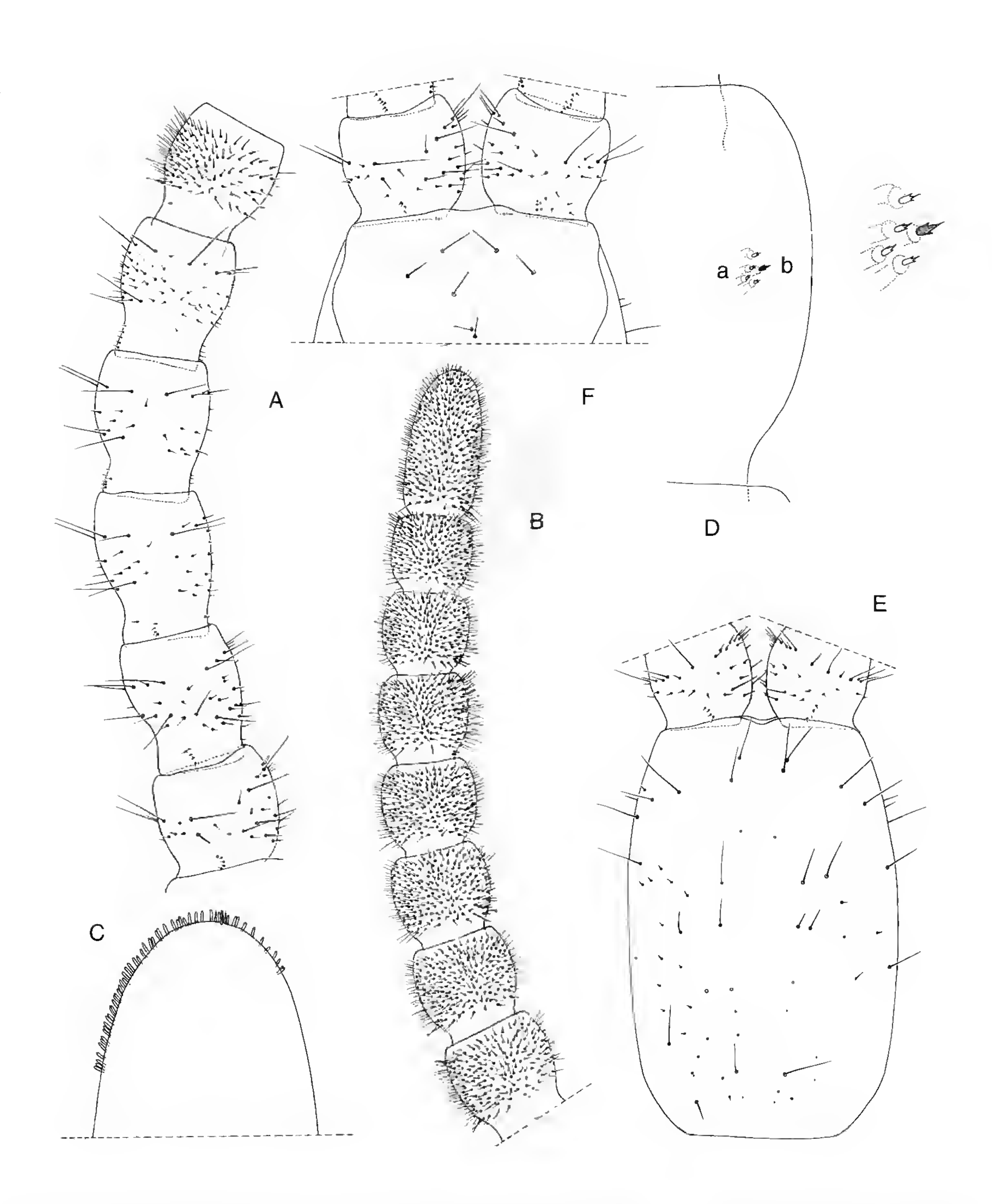


FIG. 3. — *Ctenophilus amieti* (Demange, 1963), ♂, spécimen A (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, 89 Pb Prairie, 1400 m, piste Zouguépo) (référence *Pleuroschendyla amieti*) : **A**, articles antennaires I-VI droits ; **B**, articles antennaires VII-XIV droits ; **C**, région apicale du dernier article antennaire droit, vue ventrale ; **D**, détail de l'article antennaire IX droit, vue dorsale : a et b dans le texte ; **E**, capsule céphalique ; **F**, clypeus et base des antennes.

Soixante-treize paires de pattes, longueur du corps 53 mm, largeur maximale 1,5 mm.
Couleur : le spécimen conservé en alcool est jaunâtre-rougeâtre, à segment forcipulaire foncé.
Antennes environ 2,8 fois plus longues que la capsule céphalique, distalement atténuées ; soies sur les articles I-V de différentes longueurs et en petit nombre ; celles des autres articles nettement plus nombreuses et (toutes) plus petites (Fig. 3A, B). Article distal avec soies claviformes sensorielles sur les bords apicaux externe et interne ainsi qu'à l'apex (Fig. 3C). Extrémité distale de cet article avec cinq très petites soies apparemment non divisées à l'extrémité apicale (Fig. 3C). Surfaces dorsale et ventrale des articles II, V, IX et XIII avec de très petites soies spécialisées qui

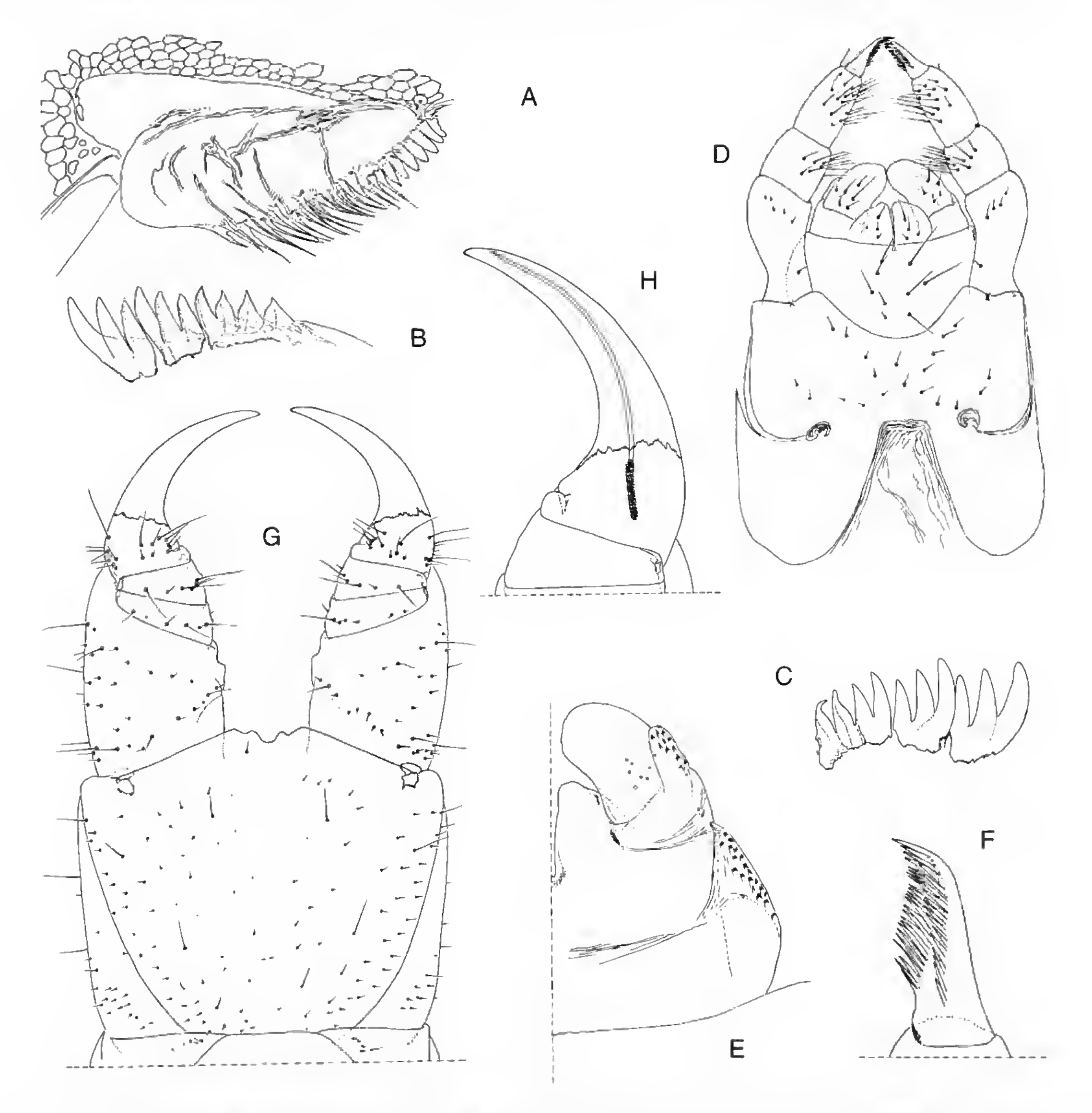


FIG. 4. — *Ctenophilus amieti* (Demange,1963), ♂, spécimen A (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, 89 Pb Prairie, 1400 m, piste Zouguépo) (référence *Pleuroschendyla amieti*) : **A**, moitié droite du labre ; **B-C**, lames dentées des mandibules gauche et droite ; **D**, premières et secondes maxilles ; **E**, première maxille droite, vue dorsale ; **F**, griffe de la seconde maxille, vue ventrale ; **G**, segment forcipulaire, vue ventrale ; **H**, détail de la section proximale du canal excréteur de la glande à venin du télopodite forcipulaire gauche.

sont restreintes, face ventrale, à une aire latérale interne ; elles sont très similaires à celles de l'extrémité de l'article terminal mais avec deux très petites branches apicales. Article II avec deux soies ; article V avec 2-3 soies ; article IX avec 3-4 soies et article XIII avec 2-3 soies. Soies spécialisées de la face dorsale restreintes à l'aire latéro-apicale externe et représentées par deux types : a et b. Soies de type a très semblables à celles présentes sur la face ventrale ; soies de type b similaires à celles de type a mais plus grandes et de couleur plus foncée (ocreux) (Fig. 3D). Article II avec 3-5 soies de type a ; article V avec trois soies de type a ; article IX avec quatre soies de type a et une soie de type b (Fig. 3D) ; article XIII avec une soie de type a et une soie de type b.

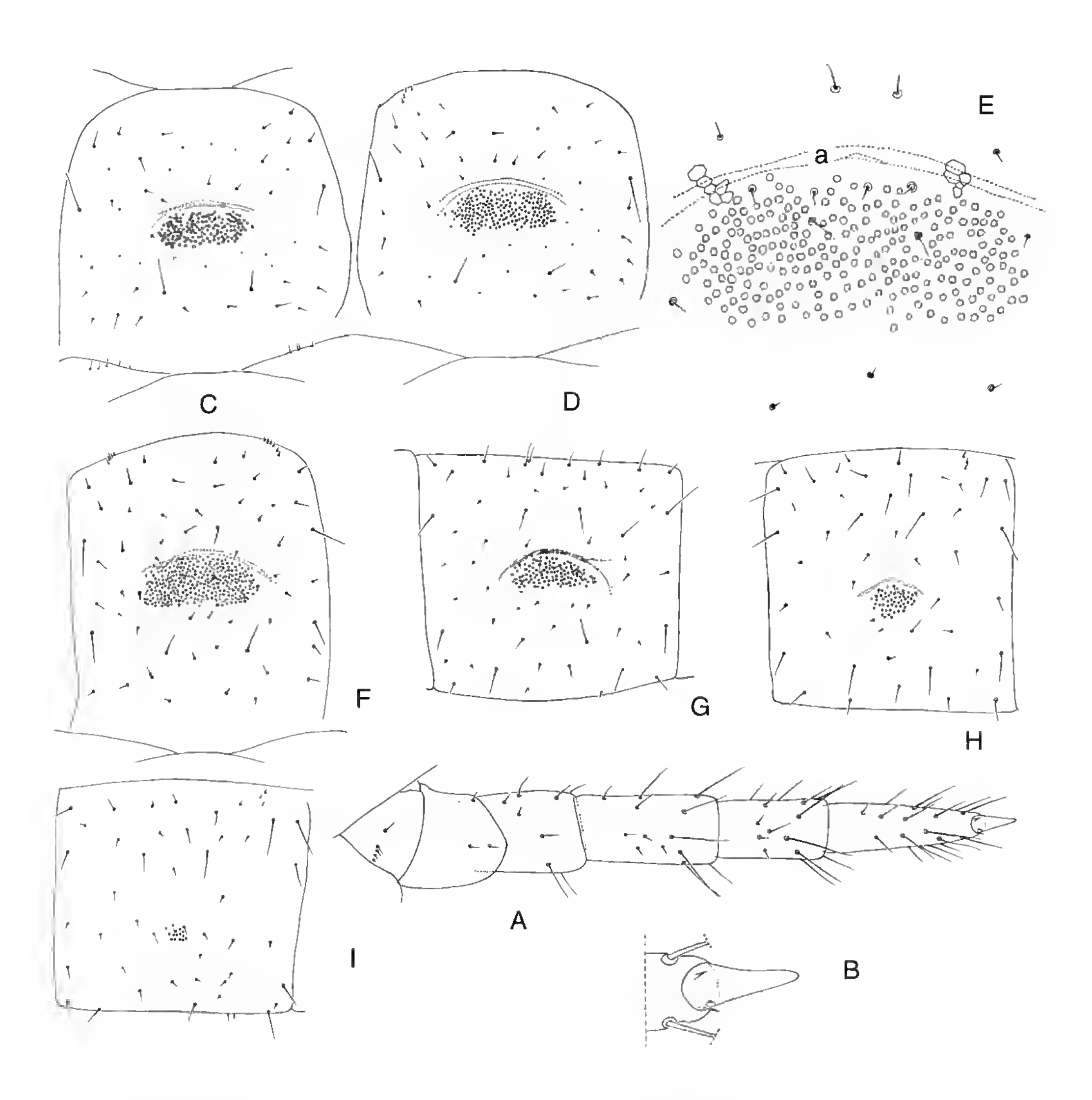


Fig. 5. — *Ctenophilus amieti* (Demange, 1963), ♂, spécimen A (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, 89 Pb Prairie, 1400 m, piste Zouguépo) (référence *Pleuroschendyla amieti*) : **A**, patte gauche XVI, vue ventrale ; **B**, griffe de la patte gauche XVI, vue ventrale ; **C-D**, sternites III, IV ; **E**, détail du champ poreux et de la carène chitineuse interne (a) (apodème ?) du sternite IV ; **F-I**, sternites XXIV, XXXIV, XLI, XLII.

Capsule céphalique distinctement plus longue que large (1,5 : 1), de morphologie et à chaetotaxie illustrées figure 3E.
Clypeus avec 1 + 1 soies postantennaires, 2 + 1 soies médianes et 1 + 1 soies prélabrales (Fig. 3F). Labre avec quinze dents à l'arc médian ; pièces latérales avec 23 + 24 dents très longues et pointues (Fig. 4A).
Mandibules : lame dentée subdivisée en trois blocs distincts ; les deux mandibules avec 4, 3, 3 dents (Fig. 4B, C) ; lamelles pectinées avec environ trente dents hyalines.
Premières maxilles avec palpes au coxosternum et au télopodite. Coxosternum avec 5 + 4 soies ; projections médianes du coxosternum subtriangulaires, bien développées et pourvues de 4 + 4 soies. Article II du télopodite avec 6 + 5 soies ventrales et 9 + 8 sensilles dorsaux (Fig. 4D, E).
Deuxièmes maxilles avec 9 + 11 soies sur le coxosternum, disposées comme représenté

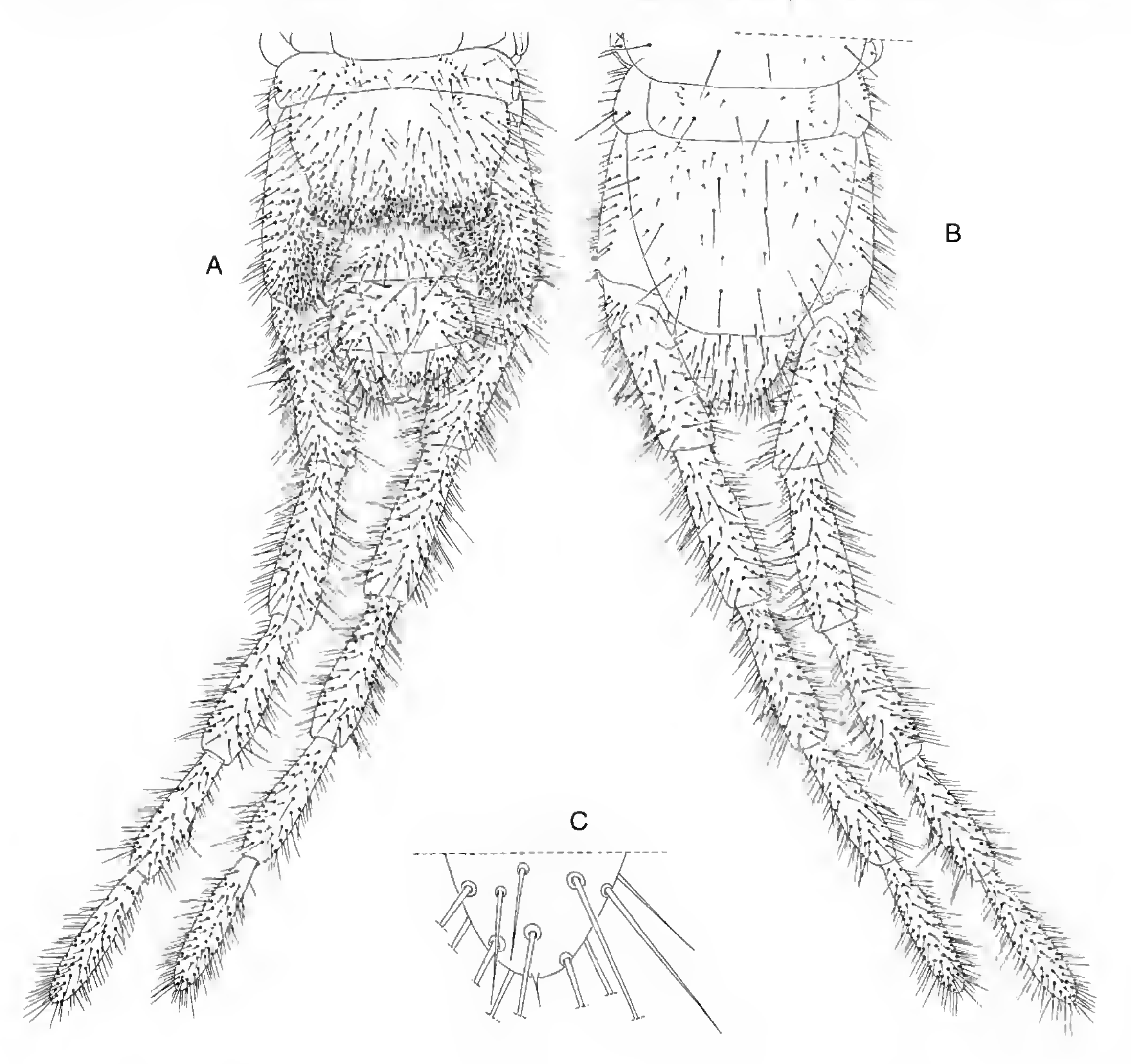


Fig. 6. — *Ctenophilus amieti* (Demange, 1963), ♂, spécimen A (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, 89 Pb Prairie, 1400 m, piste Zouguépo) (référence *Pleuroschendyla amieti*) : **A**, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue ventrale ; **B**, les mêmes pièces, vue dorsale ; **C**, détail de l'extrémité distale du dernier article de la dernière patte droite, vue ventrale.

figure 4D. Griffe apicale du télopodite bien développée, bipectinée ; le bord dorsal porte environ vingt dents et le bord ventral seize (Fig. 4F). Fémur du télopodite avec bord dorsal comme représenté figure 4D.

Forcipules en position de repos, télopodites non étendus, atteignant le bord antérieur de la capsule céphalique. Tergite forcipulaire avec une rangée médiane transverse irrégulière de onze grandes soies. Télopodite avec une petite dent non sclérifiée sur le bord externe apical du trochantéro-préfémur. Les autres articles sans dent. Section proximale du canal excréteur de la glande à venin de forme cylindrique (Fig. 4H) ; chaetotaxie du coxosternum et des télopodites comme représentée figure 4G.

Appendices, sauf la dernière paire, à chaetotaxie uniforme sur toute la longueur du corps (Fig. 5A). Griffes avec une épine antérieure ventrale et deux postérieures (Fig. 5B).

Sternites : champs poreux présents sur les sternites III à XLII, complètement absents sur les autres segments. Tous les champs non divisés, changeant de forme tout le long du tronc comme représentés à la figure 5C, I. Nombres de pores : 145 sur le sternite III, 222 sur le IV, 282 sur le XXIV, 107 sur le XXXIV, 53 sur le XLI, 14 sur le XLII. Les sternites portant des pores, à l'exception du dernier de la série (XLII), présentent une carène chitineuse interne arquée (apodème ?), placée au niveau du bord antérieur des champs poreux (Figs 5C-G, 7C, D).

Dernier segment pédifère avec pleurites de chaque côté du prétergite. Forme et chaetotaxie des sternite et tergite représentées à la figure 6A, B. Coxopleures saillant à l'extrémité distale ventrale ; nombreuses soies au bord distal interne, le reste de la surface à pilosité appauvrie. Organes coxaux hétérogènes doubles, très développés sur chaque coxopleure, ouverts sur la membrane entre coxopleure et sternite habituellement couverts par ce dernier. Dernières paires de pattes de sept articles ; morphologie et chaetotaxie comme représentées à la figure 6A, B. Prétarse représenté par une très petite épine apicale (Fig. 6C).

Segments terminaux : tergite intermédiaire à bord postérieur convexe ; sternite intermédiaire à bord postérieur de droit à légèrement convexe. Sternite du segment génital I à bord postérieur convexe dans la partie médiane (Fig. 7A). Gonopodes biarticulés ; article basal avec environ quinze soies et article distal avec onze soies environ (Fig. 7B).

Femelle

(spécimen déterminé *Pleuroschendyla amieti* du Mont Nimba : A. V. n° 51 Prairie, 900 m, plateau Zouguépo, 10.III.1957)

Soixante-dix-neuf paires de pattes, longueur du corps 70 mm, largeur maximum 1,8 mm.

Caractères similaires à ceux du mâle à l'exception du dernier segment pédifère et des segments terminaux.

Dernier segment pédifère : forme et chaetotaxie des sternite et tergite comme représentées à la figure 7E, F. Bord distal ventral des coxopleures saillant. Soies petites et nombreuses au bord interne distal ; reste de la surface avec soies moins nombreuses. Articles des pattes terminales comme représentés à la figure 7E, F.

Segments terminaux : tergite intermédiaire à bord postérieur convexe ; sternite intermédiaire à bord postérieur légèrement concave ; sternite génital 1 à bord postérieur convexe médialement et latéralement légèrement concave. Gonopodes d'un seul article (Fig. 7E).

Variations

Le nombre de paires de pattes du mâle est 69, 71, 73 et 75 ; celui de la femelle 71, 73, (75?), 77 et 79. Le spécimen A ne présente pas de carène chitineuse (apodème ?) sur le dernier sternite de la série portant des champs poreux ; chez d'autres spécimens, cette structure est présente sur tous les sternites portant des champs poreux, y compris le dernier de la série.

Ctenophilus corticeus (Demange, 1968)
(Figs 8-13)

Pleuroschendyla corticea Demange, 1968 : 284. – Mauriès 1968 : 771.

Ctenophilus corticeus – Pereira & Demange 1991 : 92.

Matériel-type examiné. — **Gabon.** Bélinga (« Station 142 T »), sous des écorces, 23.II.1963, holotype ♂ à 59 paires de pattes, longueur du corps 21 mm; allotype ♀ à 61 paires de pattes, longueur du

corps 27 mm, H. Coiffait leg. (MNHN, coll. Myriapodes M. 204).
L'holotype est conservé partiellement en alcool (tout le tronc), partiellement en une préparation microscopique (tête et pièces buccales). L'allotype est conservé partiellement en alcool (segment forcipulaire et les cinquante-sept segments pédifères suivants) et en partie en deux préparations microscopiques ; l'une d'elles contient la tête et les pièces buccales, l'autre les quatre derniers segments pédifères et les segments terminaux.

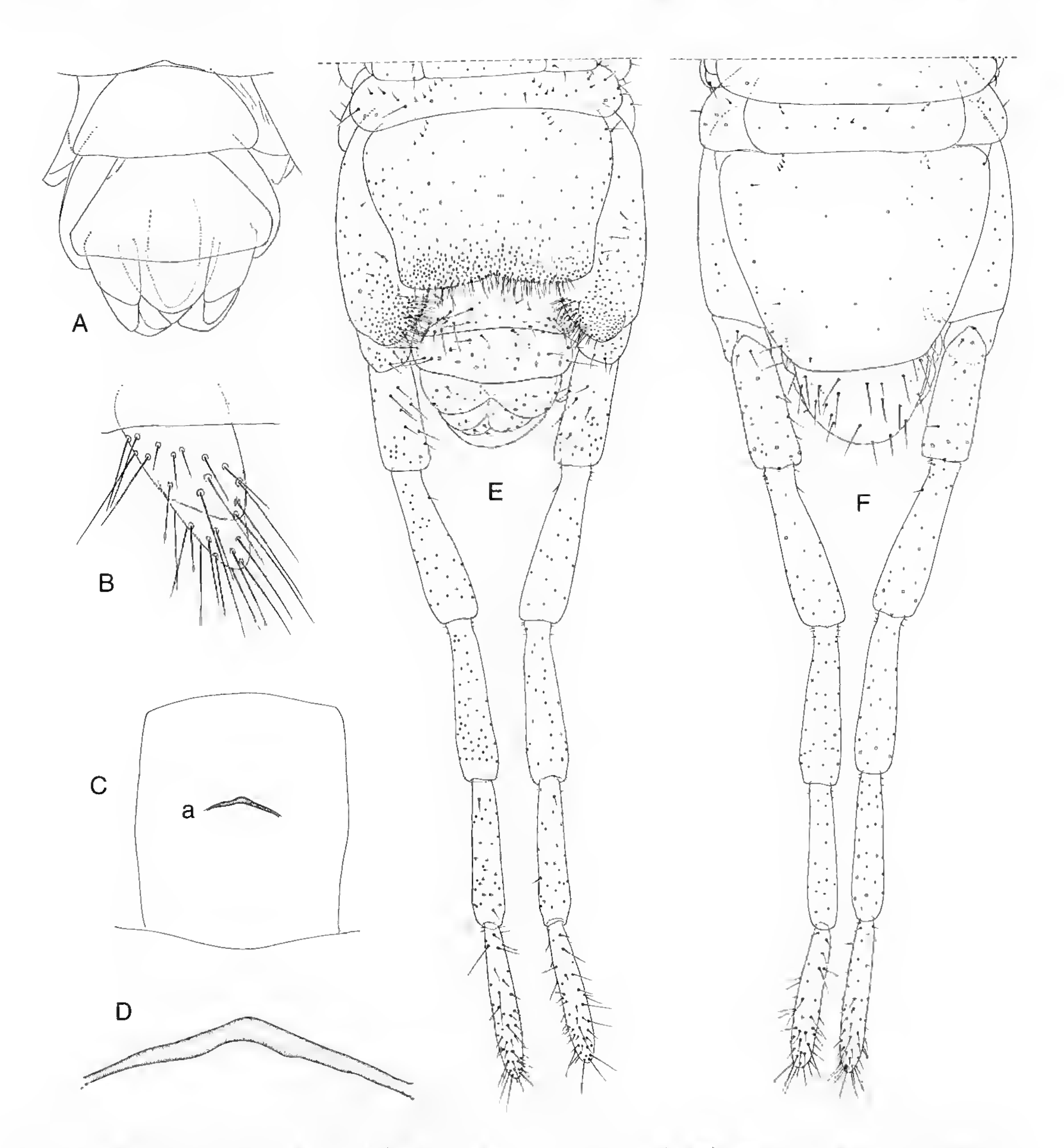


Fig. 7. — *Ctenophilus amieti* (Demange, 1963). **A**, **B**, ♂, spécimen A (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, 89 Pb Prairie, 1400 m, piste Zouguépo) (référence *Pleuroschendyla amieti*) ; **A**, segments terminaux, vue ventrale ; **B**, gonopode droit, vue ventrale ; **C**, **D**, ♂, (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, 125 Sd Savane à Andropogon vers Bakoré, 500 m) (référence *Pleuroschendyla magna*) ; **C**, surface interne du sternite XXX, a, carène chitineuse (apodème ?) ; **D**, détail de la carène chitineuse de la figure précédente ; **E**, **F**, ♀ (Côte d'Ivoire : Mont Nimba : A. V. n° 51 Prairie, 900 m, plateau Zouguépo) (référence *Pleuroschendyla amieti*) ; **E**, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue ventrale ; **F**, les mêmes pièces, vue dorsale.

Localité-type. — Gabon : Bélinga. C'est la seule localité connue à ce jour.

Diagnose

Espèce de *Ctenophilus* avec champs poreux sternaux présents dans les sternites antérieurs seulement. Elle est étroitement liée à *Ctenophilus edentulus* et *Ctenophilus oligopodus*, mais elle peut être différenciée de ces dernières par le plus grand nombre de dents au labre, spécialement celles des pièces latérales (Fig. 9D).

Nouvelle description

Femelle (allotype)

Soixante et une paires de pattes, longueur du corps 27 mm, largeur maximale 0,8 mm.

Couleur jaunâtre (spécimen conservé dans l'alcool), avec segment forcipulaire plus foncé.

Antennes environ 2,5 fois plus longues que la capsule céphalique, atténuées distalement ; tous les articles, sauf le proximal, plus longs que larges. Soies de différentes longueur sur les articles I-V et en petit nombre ; celles des autres

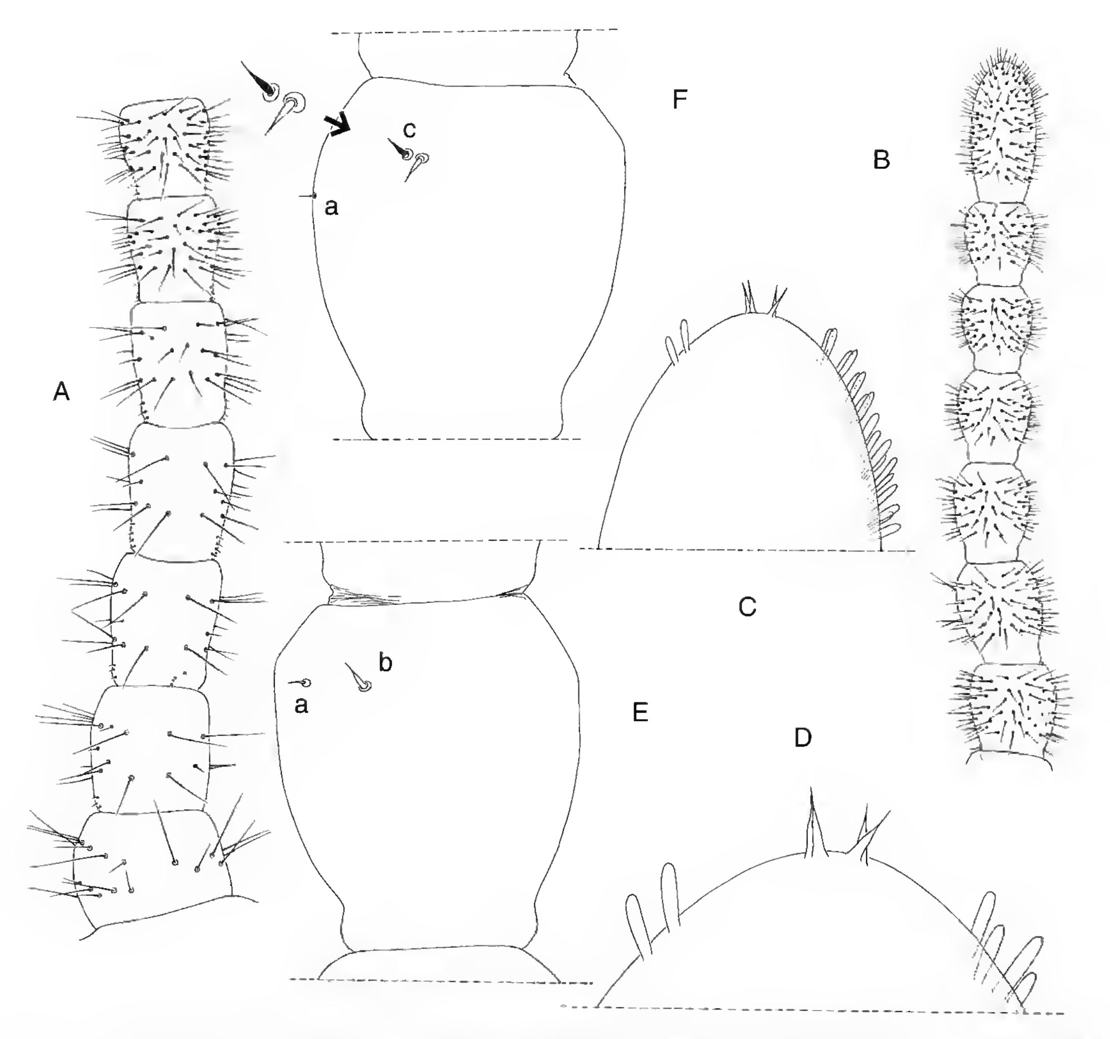


Fig. 8. — *Ctenophilus corticeus* (Demange, 1968), holotype ♀ : **A**, derniers articles antennaires I-VII ; **B**, articles antennaires gauche VIII-XIV ; **C**, région apicale du dernier article antennaire gauche, vue ventrale ; **D**, détail de l'apex du dernier article antennaire gauche, vue ventrale ; **E**, article antennaire XIII gauche, vue ventrale : a et b dans le texte ; **F**, article antennaire XIII gauche, vue dorsale : a et c dans le texte.

articles antennaires progressivement réduites en longueur et plus nombreuses vers le sommet de l'appendice (Fig. 8A, B). Article terminal avec environ dix-huit soies sensorielles claviformes au bord externe et deux au bord interne (Fig. 8C, D). Extrémité distale de ces articles avec environ quatre très petites soies spécialisées, apparemment non divisées à l'apex (Fig. 8C, D). Surfaces dorsale et ventrale des articles II, V, IX et XIII avec de très petites soies sensorielles spécialisées,

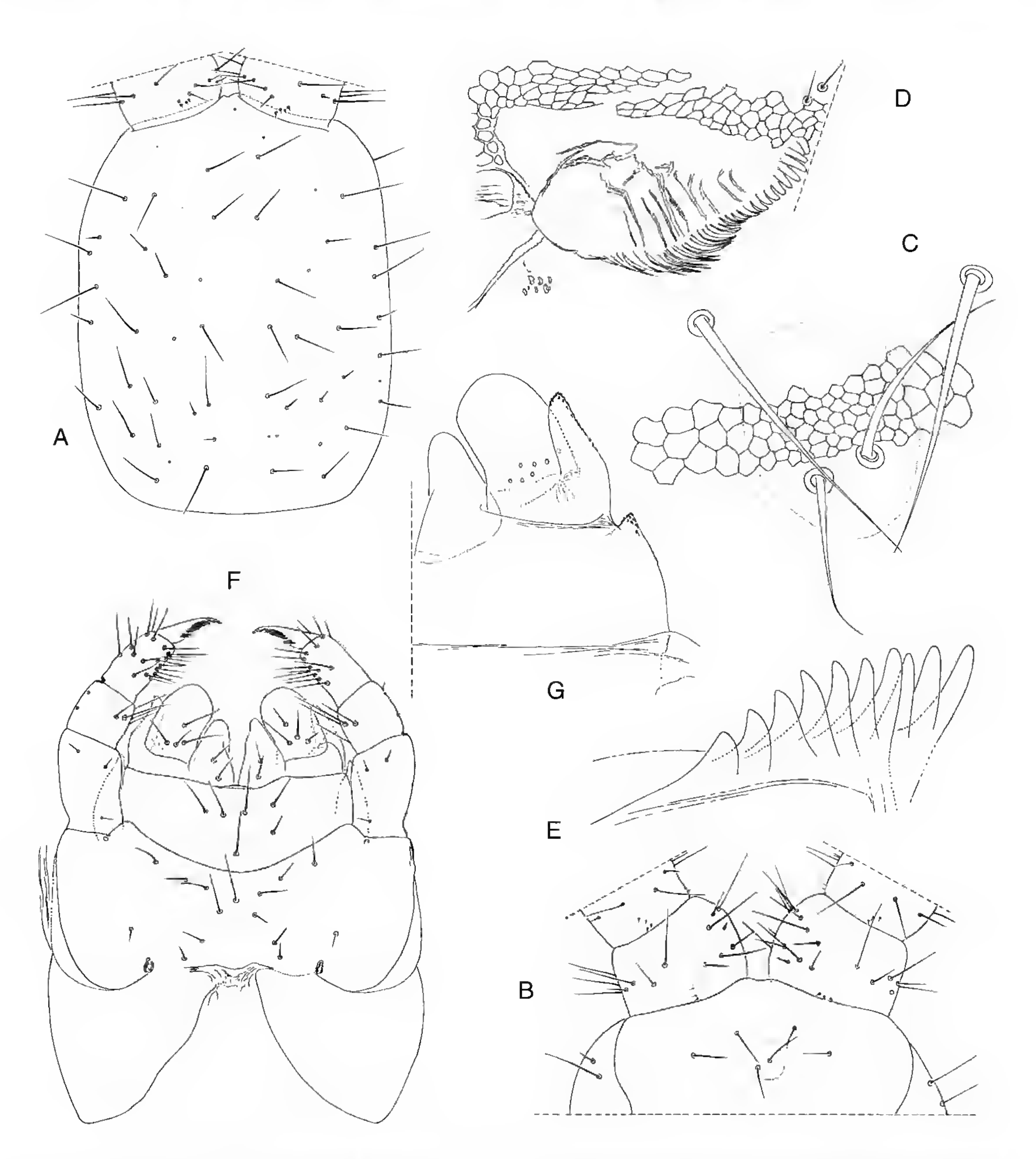


FIG. 9. — *Ctenophilus corticeus* (Demange, 1968), holotype ♀ : **A**, capsule céphalique ; **B**, clypeus et base des antennes ; **C**, détail de l'aire clypéale ; **D**, moitié droite du labre ; **E**, lame dentée de la mandibule ; **F**, premières et secondes maxilles, vue ventrale ; **G**, première maxille droite, vue dorsale.

rassemblées du côté ventral dans une aire interne latéro-apicale et représentées par deux types : a et b. Les soies de type a sont très fines et non divisées distalement, les soies de type b sont plus épaisses et très similaires à celles de l'extrémité distale de l'article terminal (a, b, Fig. 8E).

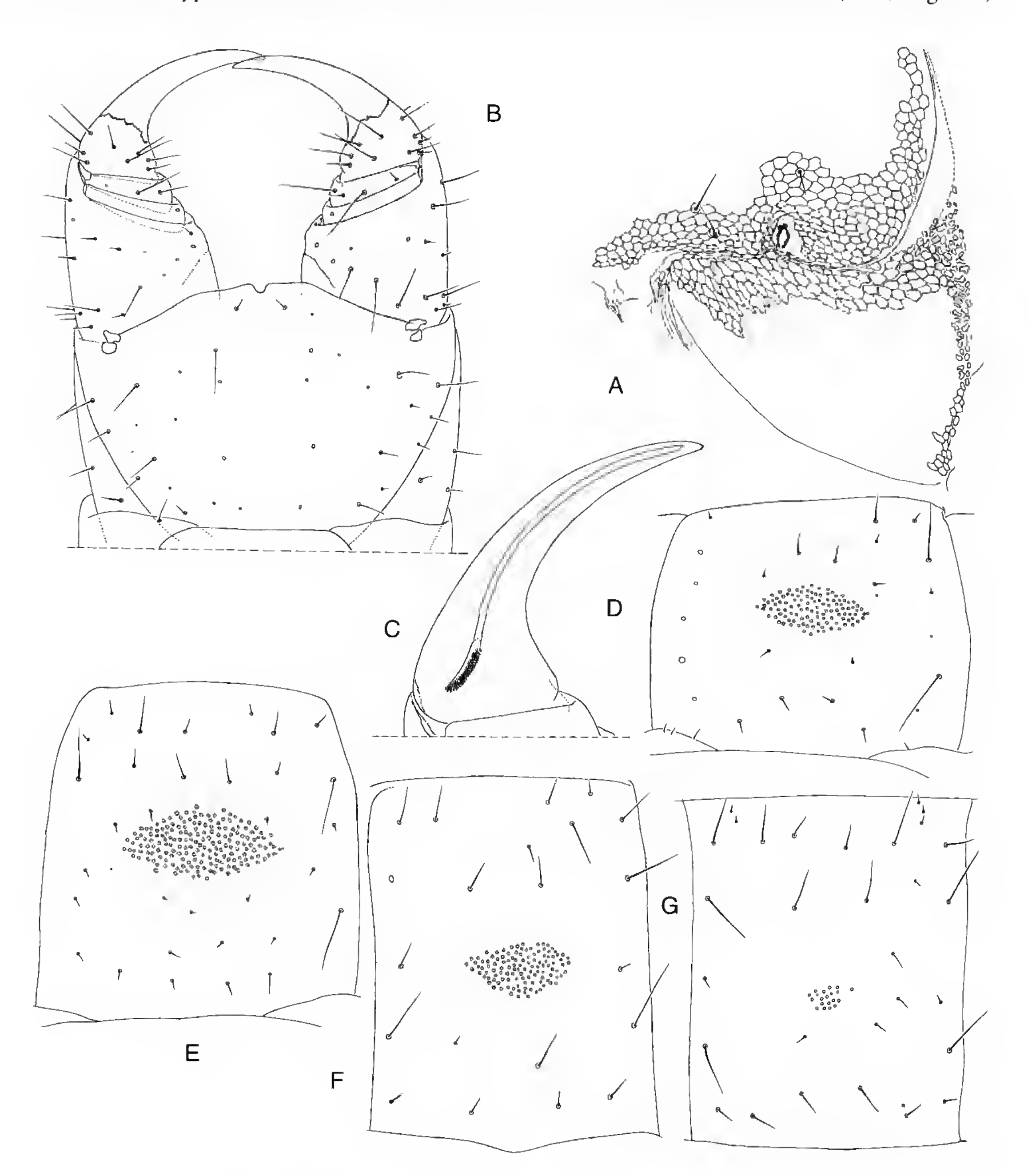


FIG. 10. — *Ctenophilus corticeus* (Demange, 1968), holotype ♀ : **A**, détail de la région postérieure du coxosternum et pleurite de la seconde maxille gauche, vue ventrale ; **B**, segment forcipulaire, vue ventrale ; **C**, détail de la section proximale du canal excréteur de la glande à venin du télopodite forcipulaire gauche ; **D**-**G**, sternites II, X, XXV, XXVI.

Article II avec une soie de type b ; article V avec une soie de type a et une de type b ; article IX avec une soie de type a et deux soies de type b ; article XIII avec une soie de type a et une de type b (Fig. 8E). Soies spécialisées du côté dorsal rassemblées dans une aire externe latéro-apicale et représentées par deux types différents ; un type b similaire au type b de la face ventrale et un type c similaire au type b, de couleur plus foncée (ocreux) (Fig. 8F) Article II avec une soie de

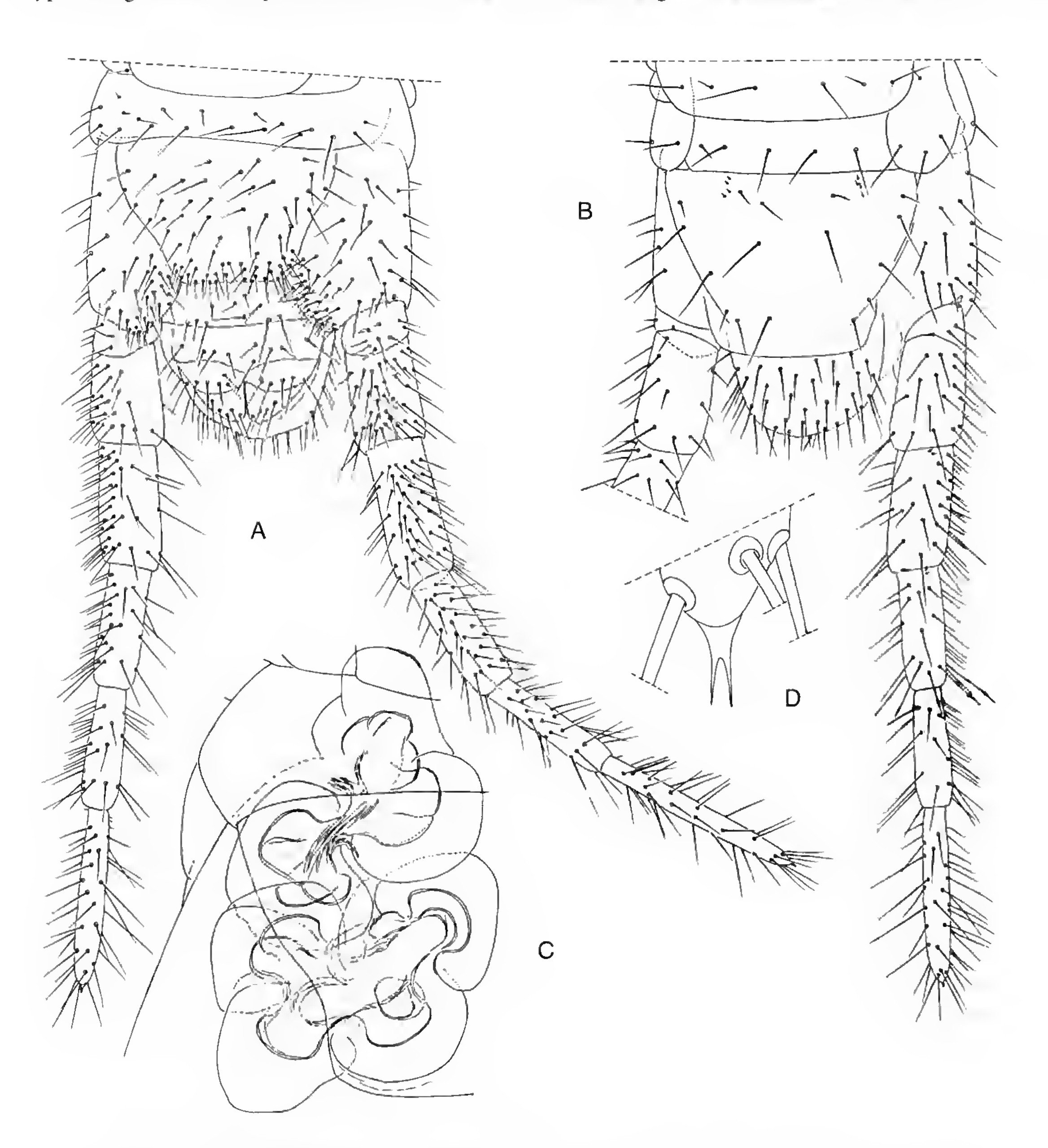


Fig. 11. — *Ctenophilus corticeus* (Demange, 1968), holotype ♀ : **A**, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue ventrale ; **B**, mêmes pièces, vue dorsale ; **C**, organes coxaux droits, vue ventrale ; **D**, détail de l'extrémité distale du dernier article de la dernière patte gauche, vue ventrale.

type b ; articles V, IX et XIII (Fig. 8F) avec une soie de type b et une soie de type c.
Capsule céphalique distinctement plus longue que large (1,3 : 1), de forme et de chaetotaxie comme dans la figure 9A.
Clypeus avec 3 + 3 soies médianes (Fig. 9B) et 1 + 1 soies prélabrales (Fig. 9D). Aire clypéale circulaire constituée par des formations polygonales de dimension plus réduite que celles de la zone environnante (Fig. 9B, C). Labre avec vingt dents robustes à pointe arrondie, foncées, situées sur l'arc médian ; pièces latérales avec 25-30 longues lanières moins sclérifiées, hyalines (Fig. 9D).
Mandibules à lame dentée apparemment non divisée formée de dix dents (Fig. 9E) ; lamelles pectinées composées d'environ quarante dents hyalines.
Premières maxilles avec palpes sur le coxosternum et le télopodite. Coxosternum avec 3 + 3 soies ; projections médianes du coxosternum bien développées, subtriangulaires avec 2 + 2 soies. Article II du télopodite avec 4 + 4 soies ventrales et 9 + 7 sensilles dorsaux (Fig. 9F, G).
Secondes maxilles avec 7 + 8 soies sur le coxosternum disposées comme sur la figure 9F. Griffe apicale du télopodite bien développée, bipectinée ; le bord dorsal avec environ vingt dents, le bord ventral avec environ quinze dents. Fémur du télopodite à bord externe comme représenté figure 9F.
Forcipules : tergite forcipulaire avec une rangée de six soies disposées en rangée transversale médiane irrégulière. Articles des télopodites sans dents. Section proximale du canal excréteur de la glande venimeuse de forme cylindrique (Fig. 10C) ; chaetotaxie du coxosternum et télopodites comme représentés figure 10B.
Appendices, sauf la dernière paire, avec chaetotaxie uniforme tout le long du corps. Griffe avec deux petites épines pâles ventrales à la base : une antérieure et une postérieure, une troisième épine interne est présente, toute proche de l'épine postérieure.
Sternites : champs poreux présents à partir du deuxième segment jusqu'au vingt-sixième, les autres segments demeurant sans pores. Forme des champs variable tout le long du tronc comme représentée à la figure 10D-G. Nombre de pores : 112 au sternite II, 180 au X, 115 au XXV, 20 au XXVI.
Dernier segment pédifère avec pleurites latéraux au prétergite. Presternite non divisé ; forme et chaetotaxie des sternite et tergite comme dans la figure 11A, B. Coxopleures à bord terminal saillant distalement, soies petites et nombreuses au bord distal interne, le reste de la surface étant peu pileux. Deux organes coxaux composés (« hétérogènes ») à chaque coxopleure (Fig. 11C). Organes coxaux ouverts dans la membrane entre les coxopleures et le sternite et recouverts par ce dernier. Dernière paire de pattes de sept articles, de forme et de chaetotaxie illustrées à la figure 11A, B. Prétarse en un petit tubercule avec deux petites épines apicales (Fig. 11D).
Segments terminaux : tergite intermédiaire à bord postérieur convexe ; sternite intermédiaire avec bord postérieur droit à légèrement convexe ; sternite du segment génital I avec bord postérieur médialement convexe, latéralement concave. Gonopodes d'un seul article (Fig. 11A).

Fig. 12. — *Ctenophilus corticeus* (Demange, 1963), allotype ♂, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue ventrale.

Mâle (holotype)
Cinquante-neuf paires de pattes, corps de 21 mm de long, largeur maximale 0,6 mm.
Caractéristiques similaires à celles de la femelle sauf dans la forme et la chaetotaxie du dernier segment pédifère et des segments terminaux.
Dernier segment pédifère : forme et chaetotaxie des sternite et tergite comme représentés aux figures 12, 13. Coxopleures faiblement saillants à l'extrémité ventrale ; soies petites et nombreuses au bord interne ; reste de la surface avec un petit nombre de soies de différentes longueurs. Articles des pattes terminales comme représentés aux figures 12, 13.
Segments terminaux : tergite intermédiaire avec bord postérieur convexe ; sternite intermédiaire à bord postérieur concave ; sternite du segment génital I à bord postérieur convexe dans la partie médiale, latéralement concave. Gonopodes biarticulés, à article proximal avec 10-12 soies environ et article distal avec neuf soies (Fig. 12) ; pénis avec 1 + 1 soies apicales dorsales.

REMARQUES
La description originale établit que les pores ventraux sont présents du sternite II au sternite XXV, mais chez les deux spécimens (holotype et allotype) dont on a entrepris le réexamen, il existe également un champ poreux sur le sternite XXVI (Fig. 10G). Il est aussi établi qu'il n'y a pas d'aire clypéale mais on remarque néanmoins une aire subcirculaire représentée par des cellules plus petites que la région environnante au niveau de la structure en nid d'abeille (Fig. 9C).

Ctenophilus edentulus (Porat, 1894) (Figs 14, 15)

Geophilus edentulus Porat, 1894 : 21, 24. – Cook 1896 : 38. – Attems 1929 : 323.

Pleuroschendyla edentula – Fahlander 1937 : 1.

Ctenophilus edentulus – Crabill 1960 : 158. – Pereira & Demange 1991 : 89.

Pleuroschendyla sp. – Demange 1968 ; 282.

Pleuroschendyla barrai – Mauriès 1968 : 769.

NOUVEAU MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Cameroun.** Olounou, 1 ♀ avec 49 paires de pattes, longueur du corps 19 mm (spécimen A), 1 ♂ à 47 paires de pattes, longueur du corps 14 mm (spécimen B) et 1 ♂ à 47 paires de pattes, longueur du corps 17 mm (spécimen C) (MRAC).

DIAGNOSE
Espèce de *Ctenophilus* avec un champ poreux présent sur les sternites antérieurs du corps seulement Parmi les espèces africaines présentant ce caractère, *edentulus* est plus étroitement liée à *Ctenophilus oligopodus* (Demange, 1963). *C. edentulus* se distingue de cette dernière espèce par les caractères suivants, ceux de *oligopodus* étant entre parenthèses : champs poreux subovoïdes (subcirculaires), dernier segment pédifère avec pleurites de chaque côté du prétergite (pas de pleurites) ; coxosternum des premières maxilles avec 2 + 2 soies (pas de soies ou seulement une) ; article distal des antennes avec soies sensorielles claviformes au bord externe apical seulement

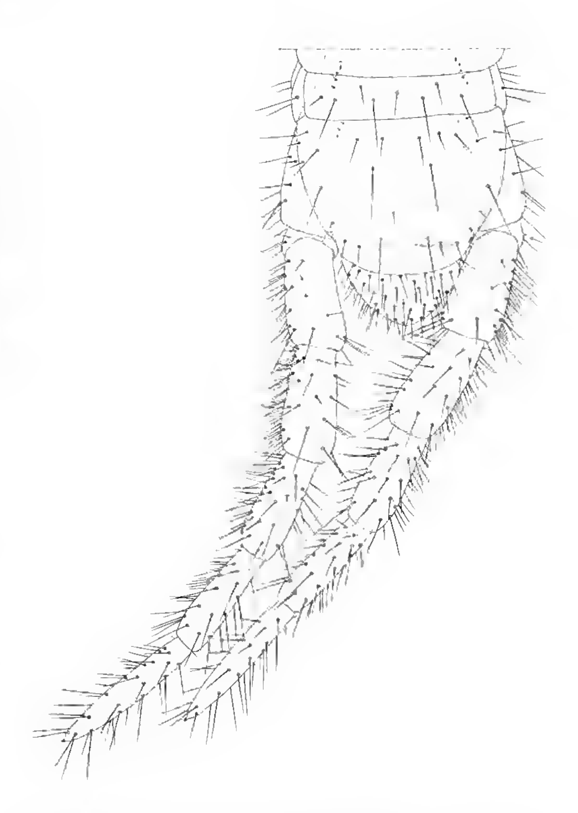


FIG. 13. — *Ctenophilus corticeus* (Demange, 1963), allotype ♂, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue dorsale.

(présentes aux bords externe et interne) ; fémur du télopodite des deuxièmes maxilles représenté figure 14A (représenté figure 18E).

Remarques

Cette espèce a été redécrite, à partir du matériel-type, par Pereira & Demange (1991 : 89-91). Nous avons eu en main un nouveau matériel qui permet de compléter nos connaissances morphologiques et d'ajouter de nouvelles localités étendant sa distribution.

Informations complémentaires

Femelle (spécimen A)

Antennes : surfaces dorsale et ventrale des articles II, V, IX et XIII avec de très petites soies spécialisées qui sont restreintes, du côté ventral, dans une aire latérale interne ; elles sont très fines et possèdent deux très petites branches apicales. Chacun des articles II, V, IX et XIII a une soie (Fig. 14B). Les soies spécialisées du côté dorsal sont restreintes à une aire latéro-apicale externe et sont représentées par deux types a et b. Les soies de type a sont très similaires à celles présentes du côté ventral, les soies de type b sont similaires au type a, mais de couleur plus sombre (ocreux) (Fig. 14C). Articles II et V avec une soie de type a ; articles IX et XIII (Fig. 14C) avec une soie de type a et une soie de type b.

Pattes, sauf la dernière paire, avec une chaetotaxie (Fig. 14D) uniforme tout le long du corps. Griffes avec deux épines basales ventrales, une antérieure et une postérieure ; une troisième épine, de taille plus petite, est interne, très étroitement située près de l'épine postérieure (Fig. 14E).

Mâle (spécimen B)

Dernier segment pédifère : forme et chaetotaxie du sternite et tergite comme représentées à la figure 15A, B. Coxopleures faiblement saillants à l'extrémité ventrale. Articles des pattes terminales faiblement plus larges que ceux de la femelle comme illustrés à la figure 15A, B.

Segments terminaux : tergite intermédiaire avec bord postérieur convexe ; sternite intermédiaire avec bord postérieur droit, sternite du segment génital I à bord postérieur convexe dans sa partie médiane, faiblement concave latéralement (Fig. 15C). Gonopodes biarticulés à article proximal avec 6-8 soies environ et article distal avec

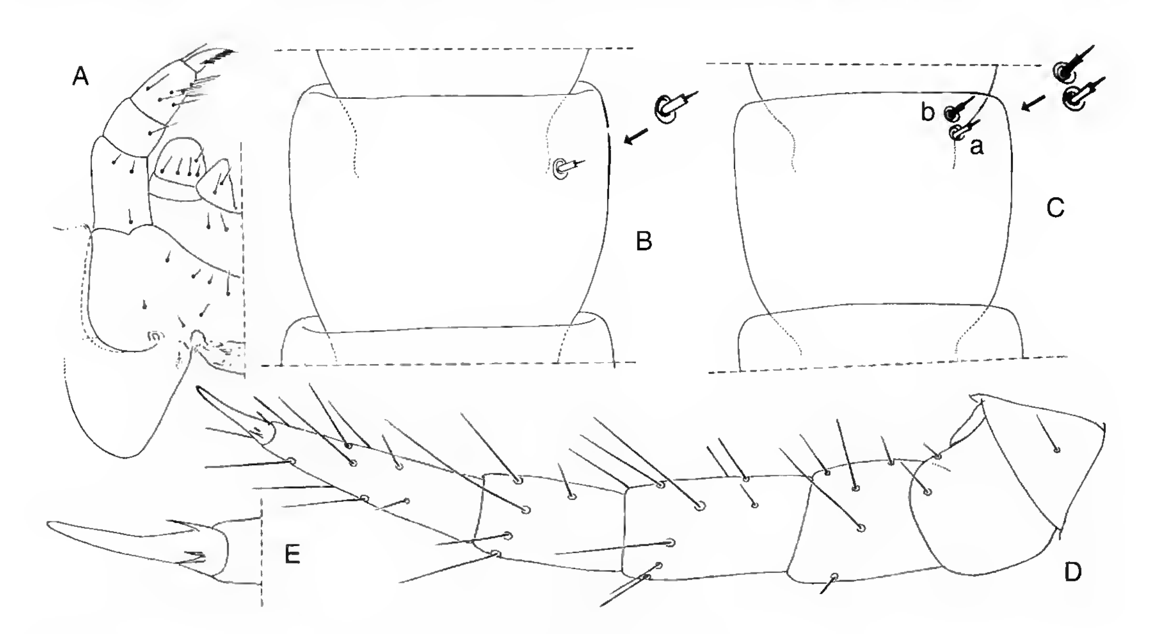


Fig. 14. — *Ctenophilus edentulus* (Porat, 1894) : **A**, holotype ♀, premières et secondes maxilles droites, vue ventrale (d'après Pereira & Demange 1991) ; **B-E**, ♀, spécimen A (Cameroun : Olounou) ; **B**, article antennaire IX droit ; **C**, article antennaire XIII droit, vue dorsale : a et b dans le texte ; **D**, patte VI droite ; **E**, griffe de la patte VI droite, vue ventrale.

4-5 soies environ (Fig. 15D) ; pénis sans soies apicales dorsales.

VARIATIONS
Le spécimen mâle (C) a 1 + 1 soies apicales dorsales sur le pénis.

Ctenophilus nesiotes (Chamberlin, 1918) (Figs 16, 17)

Pleuroschendyla nesiotes Chamberlin, 1918 : 159, 160, 252. – Attems 1929 : 87. – Chamberlin 1951 : 98. – Demange 1963 : 46. – Mauriès 1968 : 770.

Ctenophilus nesiotes – Crabill 1960 : 158. – Pereira 1981 : 180. – Pereira & Demange 1991 : 93.

MATÉRIEL-TYPE EXAMINÉ. — Une préparation microscopique étiquetée « *Pleuroschendyla nesiotes* Chamb. Haïti : Diquini Type » contient la capsule céphalique et les pièces buccales non disséquées (MCZ).

LOCALITÉ-TYPE. — Haïti : Diquini.

DISTRIBUTION. — Haïti : Diquini (holotype et paratype) et Jacmel (noté comme « *a small broken specimen* » par Chamberlin dans sa description originale).

DIAGNOSE
Espèce de *Ctenophilus* avec des champs poreux bien définis sur les sternites antérieurs et postérieurs mais sans pores sur les sternites moyens. C'est la seule espèce du genre qui présente cette caractéristique.

REMARQUES
Cette espèce a été décrite de nouveau par Pereira (1981 : 180). À l'époque de cette nouvelle des-

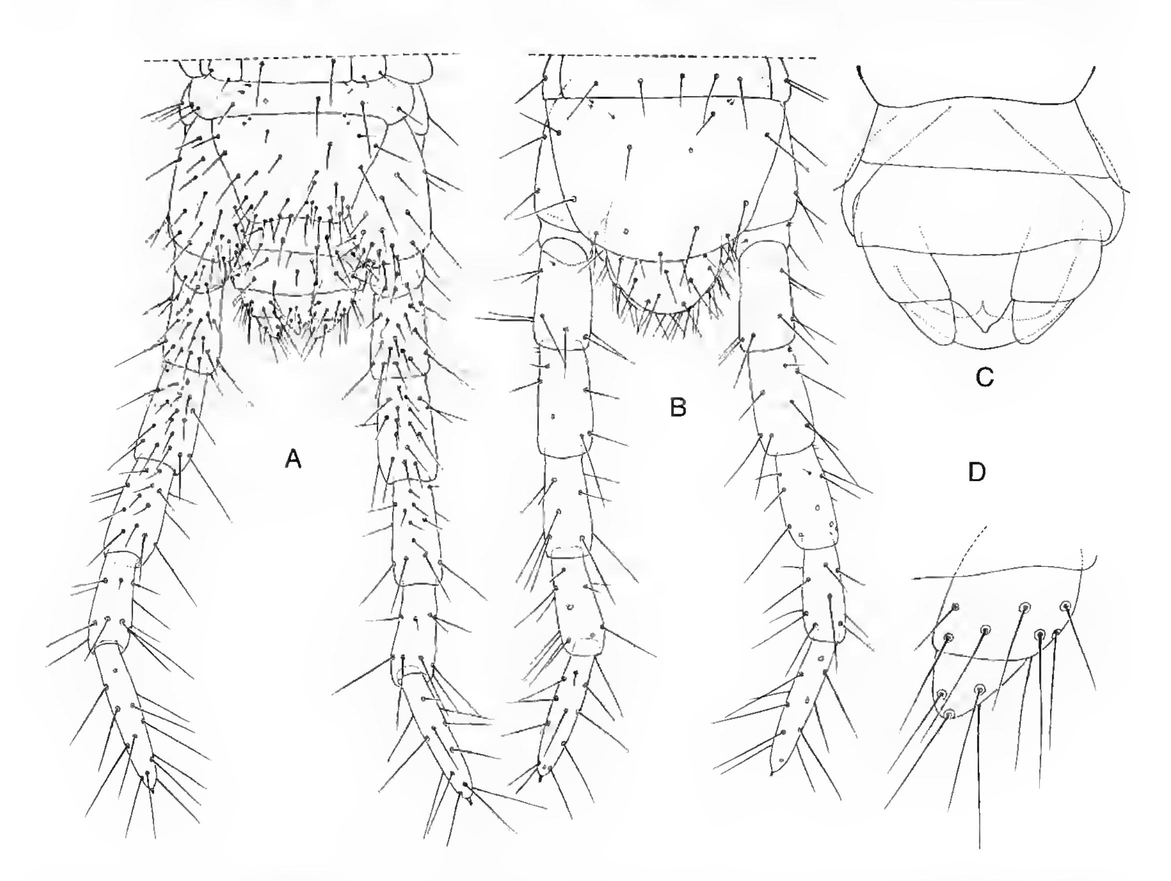


FIG. 15. — *Ctenophilus edentulus* (Porat, 1894), ♂, spécimen B (Cameroun : Olounou) : **A**, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue ventrale ; **B**, mêmes pièces, vue dorsale ; **C**, segments terminaux, vue ventrale ; **D**, gonopode gauche, vue ventrale.

cription, seul le tronc de l'holotype mâle a été examiné car la capsule céphalique et les pièces buccales n'ont pu être retrouvées au Museum of Comparative Zoology de Harvard. Pour nous, à cette époque, ces pièces étaient considérées comme perdues. Grâce à l'extrême obligeance du Dr J. A. Coddington et du Dr S. Larcher, la préparation en question a été retrouvée au National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. Merci à nos collègues de nous avoir donné l'occasion de terminer la révision de l'holotype de cette espèce et d'ajouter les caractères manquant dans notre travail précédent.

INFORMATIONS COMPLÉMENTAIRES

Mâle (holotype)

Antennes distalement atténuées ; des soies de différentes longueurs et en petit nombre sur les articles I-V ; celles des autres articles progressivement écourtées et plus nombreuses vers l'extrémité de l'appendice. Article terminal avec vingt soies claviformes environ au bord externe, absentes au bord interne. Extrémité distale de ces articles avec environ cinq très petites soies spécialisées apparemment non divisées à leur extrémité distale. Surfaces dorsale et ventrale des articles II, V, IX et XIII avec de très petites soies spécialisées rassemblées, du côté ventral, dans une aire située au bord latéral interne et très similaires à celles de l'apex de l'article distal mais avec deux très petites branches apicales. Articles II et V avec deux soies, articles IX (Fig. 16A) et XIII avec une soie. Soies spécialisées du côté dorsal rassemblées dans une aire externe latéro-apicale et représentées par deux types a et b. Soies de type a très similaires à celles présentes sur le côté ventral ; le type b est similaire au type a mais de couleur plus sombre (ocreux) (Fig. 16B). Article II avec une soie de type a ; article V avec une soie de type a et une soie de type b (Fig. 16B) ; article IX avec une soie de type a et deux soies de type b ; article XIII avec une soie de type a et une soie de type b.

Capsule céphalique nettement plus longue que large (1,2 : 1) ; forme et chaetotaxie comme dans la figure 16C.

Clypeus : avec 1 + 1 soies postantennaires, 9 + 9 soies médianes et 1 + 1 soies prélabrales. Labre avec treize dents à l'arc médian, pièces latérales avec 10 + 11 dents, chacune avec une pointe très effilée (Fig. 16D).

Premières maxilles : coxosternum avec 3 + 4 soies ; projections médianes avec 2 + 2 soies. Article II du télopodite avec 2 + 2 soies.

Secondes maxilles : 14 + 10 soies au coxosternum. Griffe apicale du télopodite avec environ treize dents en peigne au bord dorsal, 15-17 au bord ventral. La région postérieure externe du coxosternum et le pleurite, côté droit, sont représentés en détail figure 16E.

VARIATIONS

Les pièces du spécimen holotype décrites ici, comme les antennes, la capsule céphalique, le clypeus, les premières et secondes maxilles, présentent une pilosité plus abondante que leurs homologues du paratype décrit par Pereira (1981 : 180-183). Le nombre de dents de la partie centrale du labre et du peigne de la griffe du télopodite des secondes maxilles est aussi plus élevé que chez l'holotype.

Ctenophilus oligopodus (Demange, 1963) (Figs 18-20)

Pleuroschendyla oligopoda Demange, 1963 : 55 ; 1968 : 285. – Mauriès 1968 : 771.

Ctenophilus oligopodus – Pereira & Demange 1991 : 94. – Demange 1993 : 110.

MATÉRIEL-TYPE EXAMINÉ. — **Côte d'Ivoire.** Mont Nimba : A. V. n° 8 Prairie, 1600 m, Camp I, 3.I.1957, allotype ♀ avec 53 paires de pattes, corps de 34 mm de longueur, M. Lamotte leg. (MNHN coll. Myriapodes M. 207).

AUTRE MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Côte d'Ivoire.** Mont Nimba, A. V. n° 14 Prairie, 1600 m, Camp I, 12.I.1957, 3 ♂♂ avec 49 paires de pattes, longueur du corps respectivement de 23, 23 et 29 mm ; 3 ♂♂ avec 51 paires de pattes, longueur du corps respectivement de 29 mm (spécimen A), 27 et 26 mm ; 1 ♂ immature avec 49 paires de pattes ; 4 ♀♀ avec 51 paires de pattes, longueur du corps respectivement de 21, 22, 25 et 28 mm ; 4 ♀♀ avec 53 paires de pattes, longueur du corps respectivement de 23, 24, 25 et 36 mm (spécimen B) ; 3 immatures ♀♀ respectivement avec 51, 51 et 53 paires de pattes (MNHN coll. Myriapodes M. 207).

Localité-type. — Côte d'Ivoire. Mont Nimba : Camp I.

Distribution. — Côte d'Ivoire. Mont Nimba, Camp I ; Zouguépo, Bossou ; Richard-Mollard, Nion.

Diagnose

Espèce avec champs poreux présents sur les sternites antérieurs seulement. Parmi les formes africaines, cette espèce est proche de *Ctenophilus*

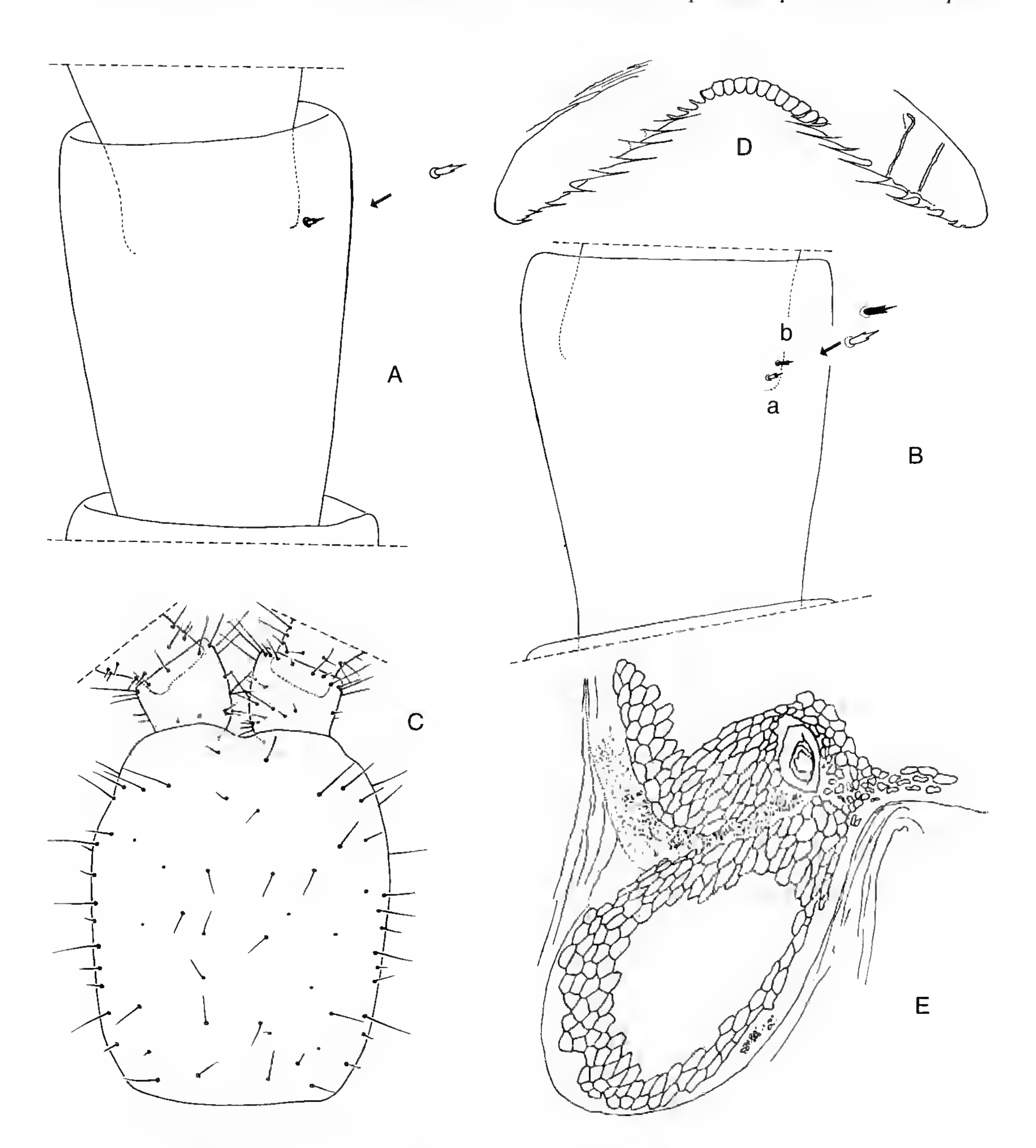


Fig. 16. — *Ctenophilus nesiotes* (Chamberlin, 1918), holotype ♂ : **A**, article antennaire IX droit, vue ventrale ; **B**, article antennaire V droit, vue dorsale : a et b dans le texte ; **C**, capsule céphalique ; **D**, labre ; **E**, détail de la region postérieure externe du coxosternum et du pleurite de la seconde maxille droite, vue ventrale.

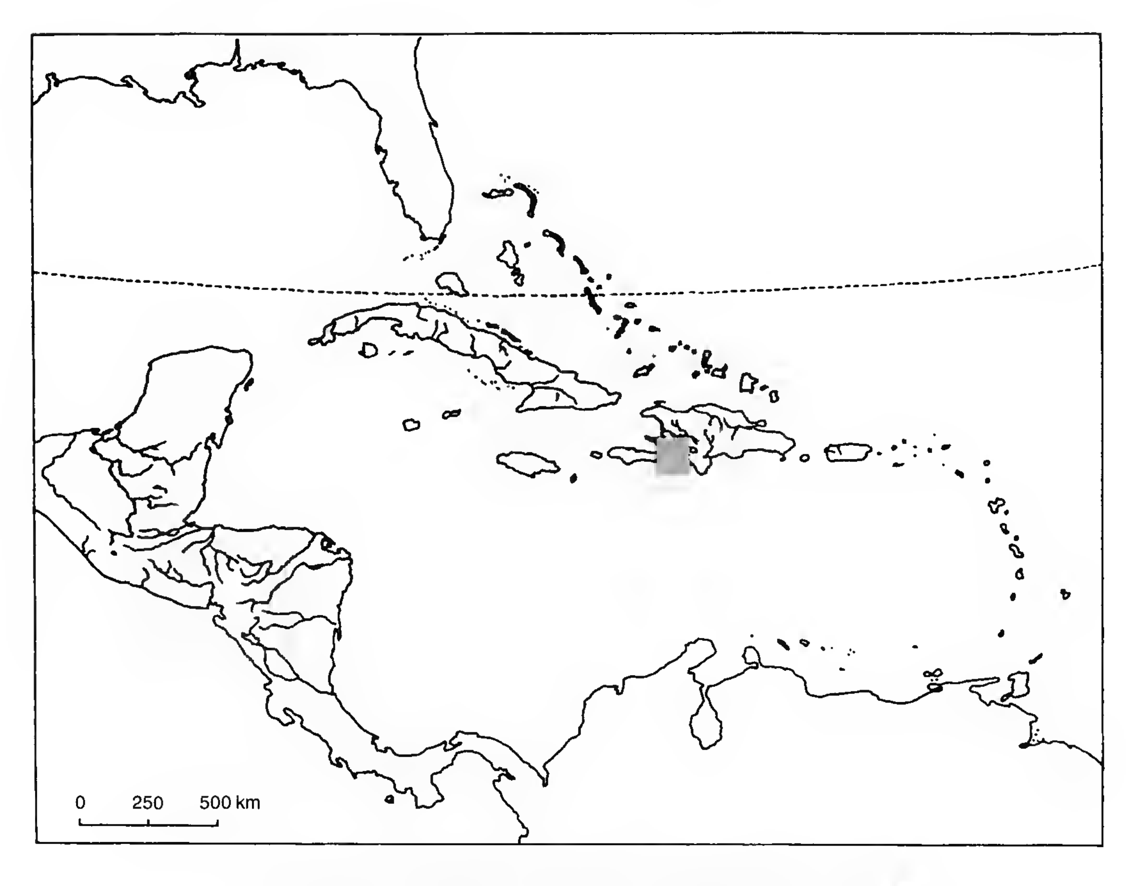


FIG. 17. — Distribution géographique de *Ctenophilus nesiotes* Chamberlin, 1918 ( ).

edentulus (Porat, 1894). *C. oligopodus* se différencie de cette dernière par les caractères suivants, ceux de *edentulus* étant entre parenthèses : champs poreux subcirculaires (subovoïdes) ; dernier segment pédifère sans pleurites de chaque côté du prétergite (pleurites présents) ; coxosternum des premières maxilles avec une seule soie ou sans soies (2 + 2 soies), article terminal des antennes avec soies claviformes aux bords interne et externe apicaux (présence seulement sur le bord externe) ; bord proximal externe du fémur du télopodite des secondes maxilles comme représenté figure 18E (comme dans la figure 14A).

REMARQUES

Plusieurs caractères ne sont pas mentionnés dans la description originale. C'est la raison pour laquelle une nouvelle description est donnée.

NOUVELLE DESCRIPTION

Femelle (spécimen B)

Cinquante-trois paires de pattes, longueur du corps 36 mm, largeur maximum 1,1 mm.

Couleur : l'exemplaire conservé dans l'alcool est jaunâtre, la capsule céphalique et le segment forcipulaire jaune-orange.

Antennes environ 2,2 fois plus longues que la capsule céphalique, légèrement atténuées distalement ; soies des articles I-V de différentes longueurs et en petit nombre ; celles des autres articles progressivement plus courtes et plus nombreuses vers l'extrémité distale de l'appendice. Article terminal avec environ trente soies sensorielles claviformes au bord externe et deux au bord interne. Extrémité distale de cet article avec environ six très petites soies spécialisées apparemment non divisées à leur extrémité. Surfaces dor-

sale et ventrale des articles II, V, IX et XIII avec de très petites soies spécialisées qui sont rassemblées, côté ventral, dans une aire latérale interne et sont très similaires à celles de l'apex de l'article distal, mais avec deux petites branches apicales. Article II avec une soie, article V avec

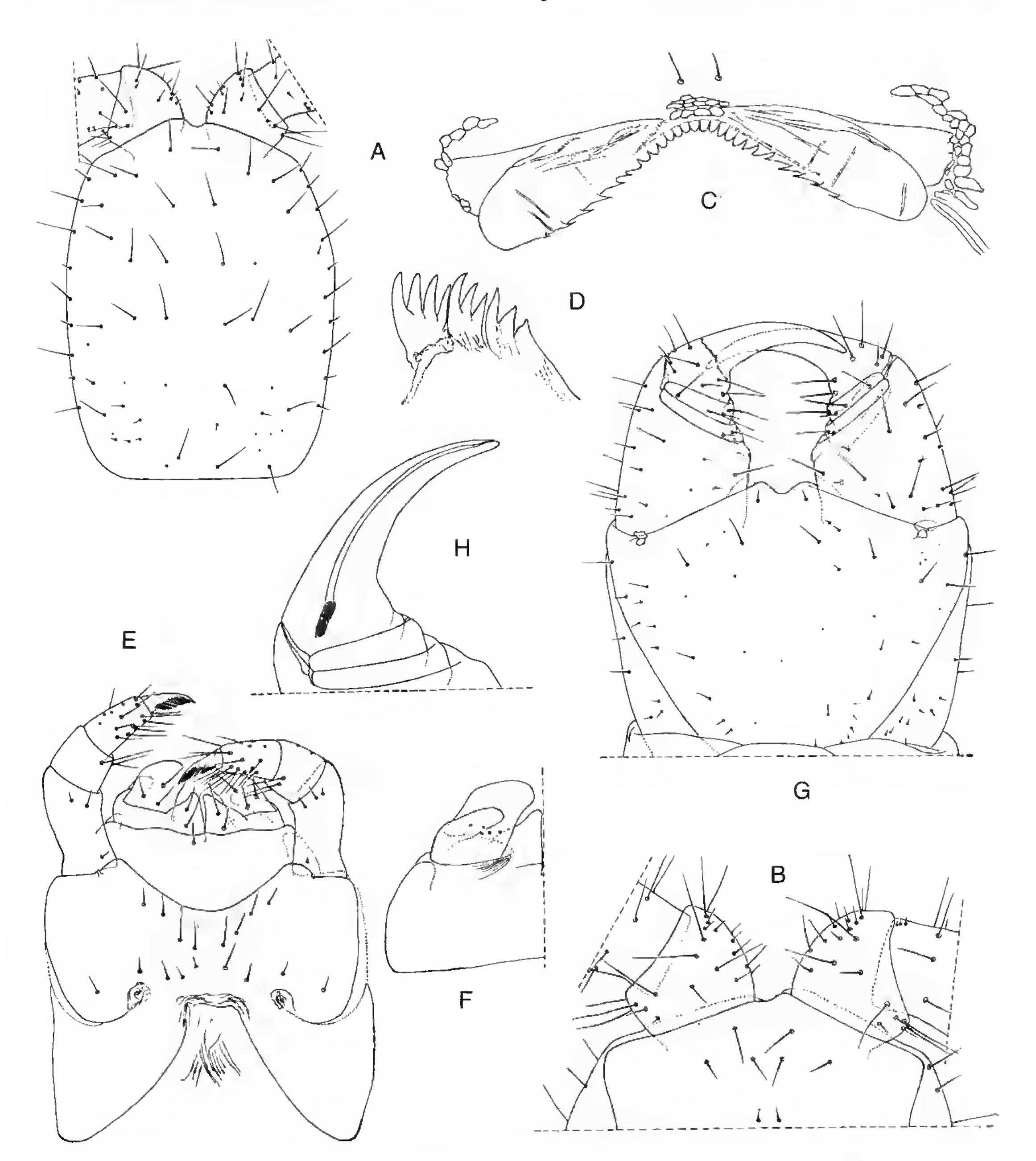


FIG. 18. — *Ctenophilus oligopodus* (Demange, 1963), ♀, spécimen B (Côte d'Ivoire : Mont Nimba : A. V. n° 14 Prairie, 1600 m, Camp I) : **A**, capsule céphalique ; **B**, clypeus et base des antennes ; **C**, labre ; **D**, lame dentée de la mandibule gauche ; **E**, premières et secondes maxilles ; **F**, première maxille gauche, vue dorsale ; **G**, segment forcipulaire, vue ventrale ; **H**, détail de la section proximale du canal excréteur de la glande à venin du télopodite forcipulaire droit, vue ventrale.

1-2 soies, articles IX et XIII avec une soie. Soies spécialisées, du côté dorsal, rassemblées dans une aire externe latéro-apicale et représentées par deux types a et b. Soies de type a très semblables à celles présentées sur le côté ventral ; le type b est semblable au type a mais de couleur plus

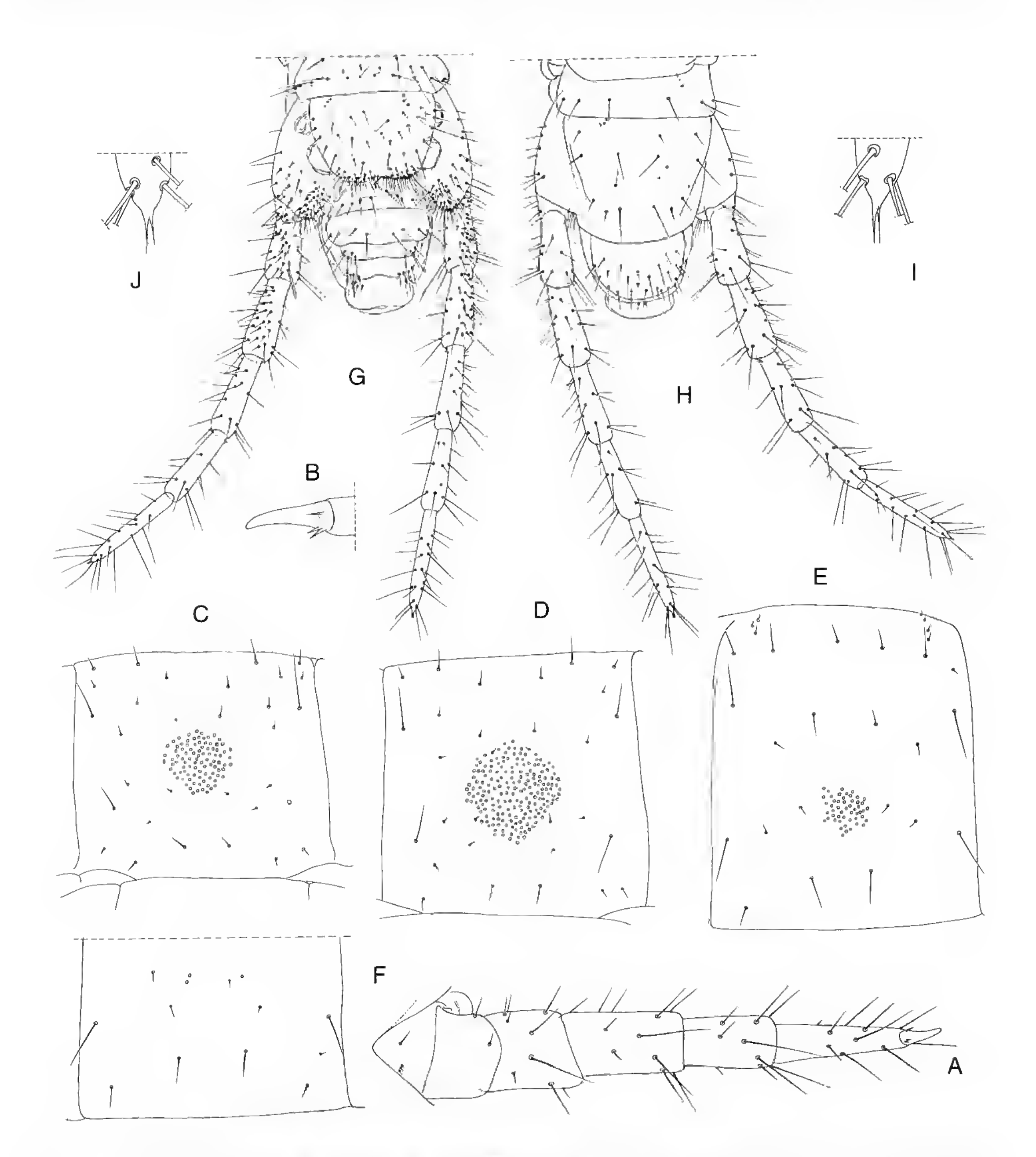


FIG. 19. — *Ctenophilus oligopodus* (Demange, 1963), ♀, spécimen B (Côte d'Ivoire : Mont Nimba : A. V. n° 14 Prairie, 1600 m, Camp I) : **A**, patte VI gauche, vue ventrale ; **B**, griffe de la patte XXIII droite, vue ventrale ; **C-F**, sternites II, XI, XXVI, XXVII ; **G**, dernier segment pédifère et segments terminaux, face ventrale ; **H**, mêmes pièces, face dorsale ; **I**, détail de l'extrémité distale du dernier article de la dernière patte gauche, face ventrale ; **J**, mêmes pièces, dernière patte droite, vue ventrale.

sombre (ocreux). Articles II et V avec une soie de type a ; article IX avec deux soies de type a et une soie de type b ; article XIII avec 2-3 soies de type a et 1-2 soies de type b.

Capsule céphalique distinctement plus longue que large (1,3 : 1) ; forme et chaetotaxie comme dans la figure 18A.

Clypeus avec 1 + 1 soies postantennaires, 4 + 4 soies médianes et 1 + 1 soies prélabrales (Fig. 18B). Labre avec quinze dents à la partie médiane, pièces latérales avec 6 + 5 dents à pointe allongée (Fig. 18C).

Mandibule : lame dentée subdivisée en 2-3 blocs distincts ; mandibule droite avec deux blocs de 7, 3 dents ; mandibule gauche avec trois blocs de 4, 3, 3 dents (Fig. 18D) ; lames pectinées avec environ vingt dents hyalines.

Première paire de mâchoires avec palpes au coxosternum et aux télopodites. Coxosternum avec 1 + 0 soies, projections médianes subtriangulaires, bien développées, 2 + 2 soies sur la surface. Article II du télopodite avec 3 + 3 soies ventrales et 5 + 5 sensilles dorsaux (Fig. 18E, F).

Deuxième paire de mâchoires avec 9 + 8 soies sur le coxosternum disposées comme dans la figure 18E. Griffe apicale du télopodite bien développée, bipectinée, les bords dorsaux et ventraux avec environ treize dents. Fémur des télopodites avec bord basal externe comme dans la figure 18E.

Forcipules : au repos, les télopodites ne s'étendent pas au-delà du bord antérieur de la capsule céphalique ; tergite forcipulaire avec une rangée irrégulière transverse médiane de huit grandes soies. Télopodites avec tous les articles sans dent. Section proximale du canal excréteur de la glande venimeuse de forme cylindrique (Fig. 18H) ; chaetotaxie du coxosternum et des télopodites représentées figure 18G.

Appendices, à l'exception de la dernière paire, avec chaetotaxie (Fig. 19A) uniforme sur toute la longueur du corps. Griffes avec une épine antérieure et deux épines postérieures de position ventro-basale (Fig. 19B).

Sternites : champs poreux présents sur les sternites II-XXVII, complètement absents sur les autres. Champs des sternites II-XXVI non divisés, subcirculaires (Figs 19C-E). Sur le sternite XXVII, il y a seulement 2 + 1 pores dispersés (Fig. 19F). Nombre de pores : quatre-vingt-quatorze sur le sternite II, quatre-vingt-huit sur le sternite XI, cinquante et un sur le sternite XXVI.

Dernier segment pédifère sans pleurites au niveau du prétergite. Présternite non divisé dans le plan sagittal ; forme et chaetotaxie des sternite et tergite représentées à la figure 19G, H. Coxopleures saillants à leur extrémité ventrale, soies nombreuses au bord distal interne, le reste de la surface avec un petit nombre de soies. Deux organes coxaux « hétérogènes » à chaque coxopleure. Organes ouverts dans la membrane entre coxopleure et sternite qui généralement recouvre l'ouverture. Dernière paire de pattes de sept articles, de forme et de chaetotaxie représentées à la figure 19G, H. Prétarse en un très petit tubercule avec deux petites épines apicales (Fig. 19I, J).

Segments terminaux : tergite intermédiaire avec bord postérieur convexe ; sternite intermédiaire avec bord postérieur légèrement concave ; sternite du segment génital I avec bord postérieur convexe, latéralement concave. Gonopodes d'un seul article (Fig. 19G).

Mâle (spécimen A)

Cinquante et une paires de pattes, longueur du corps 29 mm, largeur maximum 0,9 mm.

Tous les caractères semblables à ceux de la femelle sauf la forme du dernier segment et des segments terminaux et leur chaetotaxie.

Dernier segment : forme et chaetotaxie des sternite et tergite illustrées dans la figure 20D, E. Coxopleure saillant à l'extrémité distale ventrale, soies petites et nombreuses au bord distal interne, le reste de la surface couvert d'un plus petit nombre de soies de différentes longueurs. Articles des pattes terminales modérément épaissis comme représentés figure 20D, E.

Segments terminaux : tergite intermédiaire avec bord postérieur convexe ; sternite intermédiaire à bord postérieur droit à légèrement convexe ; sternite du segment génital I à bord postérieur légèrement convexe médialement, latéralement un peu concave (Fig. 20F). Gonopodes biarticulés, article proximal avec environ 12-14 soies et article distal avec environ cinq soies (Figs 20G, H) ; pénis dorsalement avec 1 + 1 soies distales.

REMARQUES

Il est établi dans la description originale que les palpes du coxosternum des premières maxilles sont absents ; néanmoins, un examen attentif révèle la présence de palpes très petits (Fig. 18F).

Ctenophilus pratensis (Demange, 1963) (Figs 21-24)

Pleuroschendyla pratensis Demange, 1963 : 51. – Mauriès 1968 : 771.

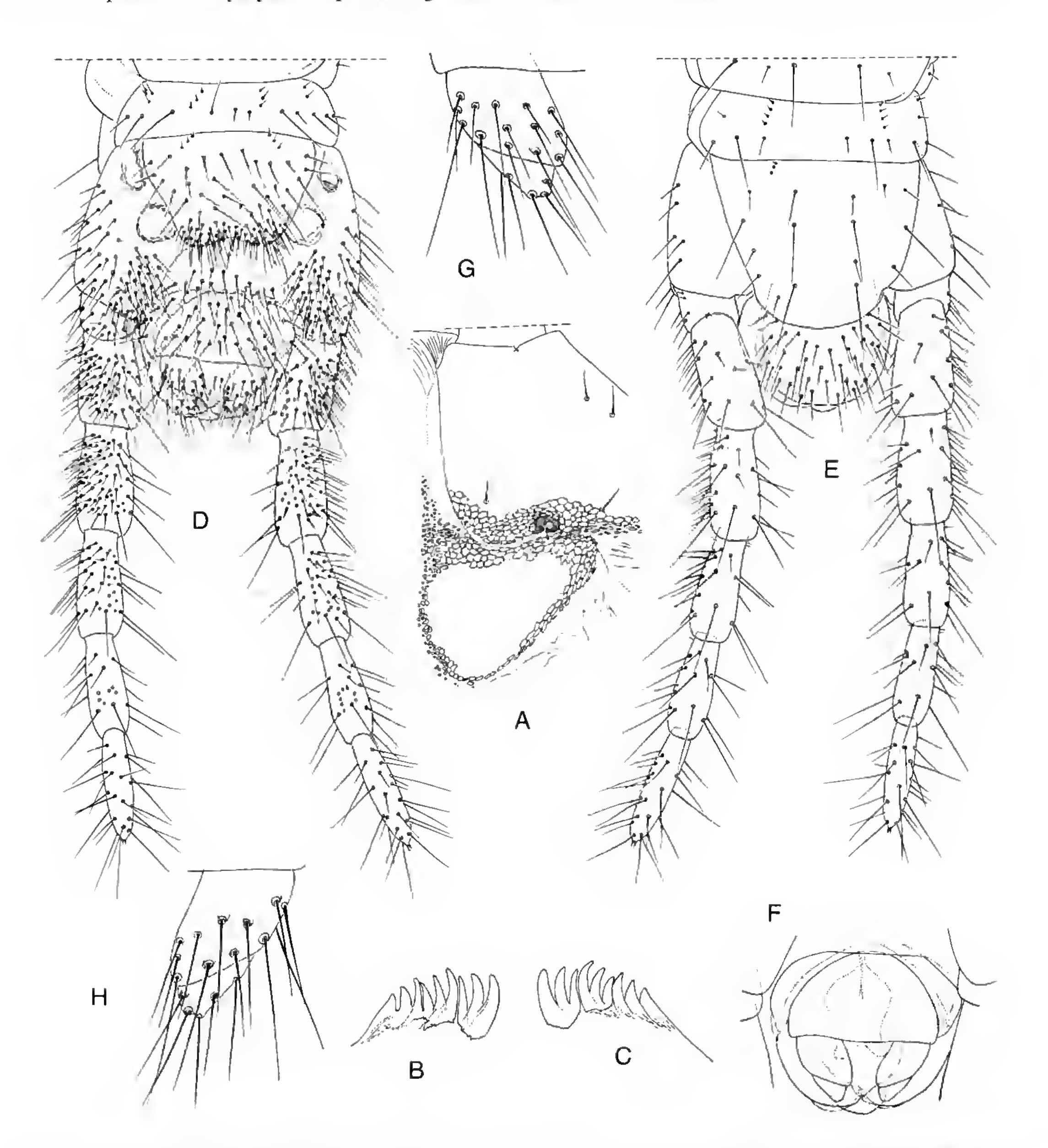


FIG. 20. — *Ctenophilus oligopodus* (Demange, 1963) : **A**, allotype ♀, coxosternum et pleurite de la seconde maxille droite, vue ventrale ; **B-H**, ♂ [spécimen A (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, A. V. n° 14 Prairie, 1600 m, Camp I)] ; **B**, **C**, lames dentées des mandibules droite et gauche ; **D**, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue ventrale ; **E**, mêmes pièces, vue dorsale ; **F**, segments terminaux, vue ventrale ; **G**, **H**, gonopodes droit et gauche, vue ventrale.

Ctenophilus pratensis – Pereira & Demange 1991 : 94.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Côte d'Ivoire.** Mont Nimba, A. V. n° 14 Prairie, 1600 m, Camp 1, 12.1.1957, 5 ♂♂ avec 63 paires de pattes, longueur du corps respectivement de 47 (spécimen B), 48 (spécimen C), 37, 42 et 34 mm ; 1 ♀ avec 63 paires de pattes, longueur du corps de 44 mm (spécimen A) ; 1 ♀ avec 63 paires, longueur du corps 44 mm ; 5 ♀♀ avec 65 paires, longueur du corps respectivement de 36, 39, 42, 42 et 43 mm (MNHN coll. Myriapodes M. 208).

LOCALITÉ-TYPE. — Côte d'Ivoire. Mont Nimba : Camp I.

DISTRIBUTION. — Côte d'Ivoire : Mont Nimba, Camp I ; Pierré Richaud ; Zouguépo ; grottes de Gouan.

DIAGNOSE

Champs poreux sternaux présents du deuxième sternite à l'antépénultième. Parmi les espèces de ce genre, seules *C. africanus* et *C. pratensis* ont une répartition des champs poreux de ce type. *C. pratensis* se distingue d'*africanus* par les caractères suivants (ceux d'*africanus* indiqués entre parenthèses) : mâle avec 59, 63, 65 et 67 paires de pattes, femelle avec 63, 65 et 67 paires (mâle avec 49, 51 et 53, femelle avec 51, 53 et 55) ; lame dentée en trois blocs (deux blocs).

REMARQUES

Plusieurs caractères ne sont pas mentionnés dans la description originale, aussi profitons-nous de l'occasion pour publier une nouvelle description complétée.

NOUVELLE DESCRIPTION

Mâle (spécimen C)

Soixante-trois paires de pattes, longueur du corps 48 mm, largeur maximale 1,7 mm.

Couleur : spécimen dans l'alcool jaunâtre avec segment forcipulaire jaune-rougeâtre.

Antennes environ 3 fois plus longues que la capsule céphalique, distalement atténuées ; soies de différentes longueurs sur les articles I-V, en petit nombre ; celles des autres articles sont plus nombreuses et plus petites. Article distal avec environ quarante-cinq soies claviformes au bord externe et environ trois au bord interne. Extrémité distale de ces articles avec environ sept très petites soies spécialisées, apparemment non divisées à l'extrémité (Fig. 21A). Surfaces ventrale et dorsale des articles II, V, X et XIII avec de très petites soies spécialisées qui sont restreintes, du côté ventral, à une aire latérale interne et sont aussi très similaires à celles de l'apex de l'article distal mais avec deux très petites branches apicales. Article II avec trois soies, article V avec 3-5 soies, article IX avec 2-3 soies (Fig. 21B) et article XIII avec 3-4 soies. Soies spécialisées du côté dorsal rassemblées dans une aire latéro-apicale externe et représentées par deux types : a et b. Soies de type a très similaires à celles présentes sur le côté ventral, soies de type b plus grandes, non divisées à l'extrémité et de couleur plus sombre (ocreux) (Fig. 21C). Article II avec deux soies de type a, article V avec 1-2 soies de type a et 1 de type b, article IX avec deux soies de type a et 4-5 de type b (Fig. 21C) et article XIII avec une soie de type a et sept de type b.

Capsule céphalique plus longue que large (1,2 : 1), forme et chaetotaxie comme représentées figure 21D.

Clypeus avec 1 + 1 soies postantennaires, 2 + 2 soies médianes et 1 + 1 soies prélabrales (Fig. 21E). Labre avec vingt-cinq dents à l'arc médian, pièces latérales avec 5 + 7 dents à pointes allongées (Fig. 21F).

Mandibules : lame dentée divisée en trois blocs distincts, mandibule droite avec 3, 3, 3 dents et mandibule gauche avec 4, 3, 3 dents (Figs 21G, H) ; lamelles pectinées avec environ trente dents hyalines.

Premières maxilles avec palpes rudimentaires au coxosternum, ceux du télopodite sont bien développés (Fig. 22A). Coxosternum avec 2 + 2 soies, projections médianes subtriangulaires bien développées et pourvues de 4 + 3 soies. Article II du télopodite avec 4 + 5 soies ventrales et 7 + 8 sensilles dorsaux (Fig. 22A, B).

Deuxièmes maxilles avec 10 + 10 soies au coxosternum disposées comme dans la figure 22A. Griffe apicale du télopodite bien développée, bipectinée ; seize dents au peigne du bord dorsal et vingt environ au bord ventral (Fig. 22C).

Forcipules : au repos les télopodites ne dépassent pas le bord antérieur de la capsule céphalique ; tergite forcipulaire avec une rangée irrégulière transverse médiane de douze grandes soies. Articles des télopodites sans dent. Section proximale du canal

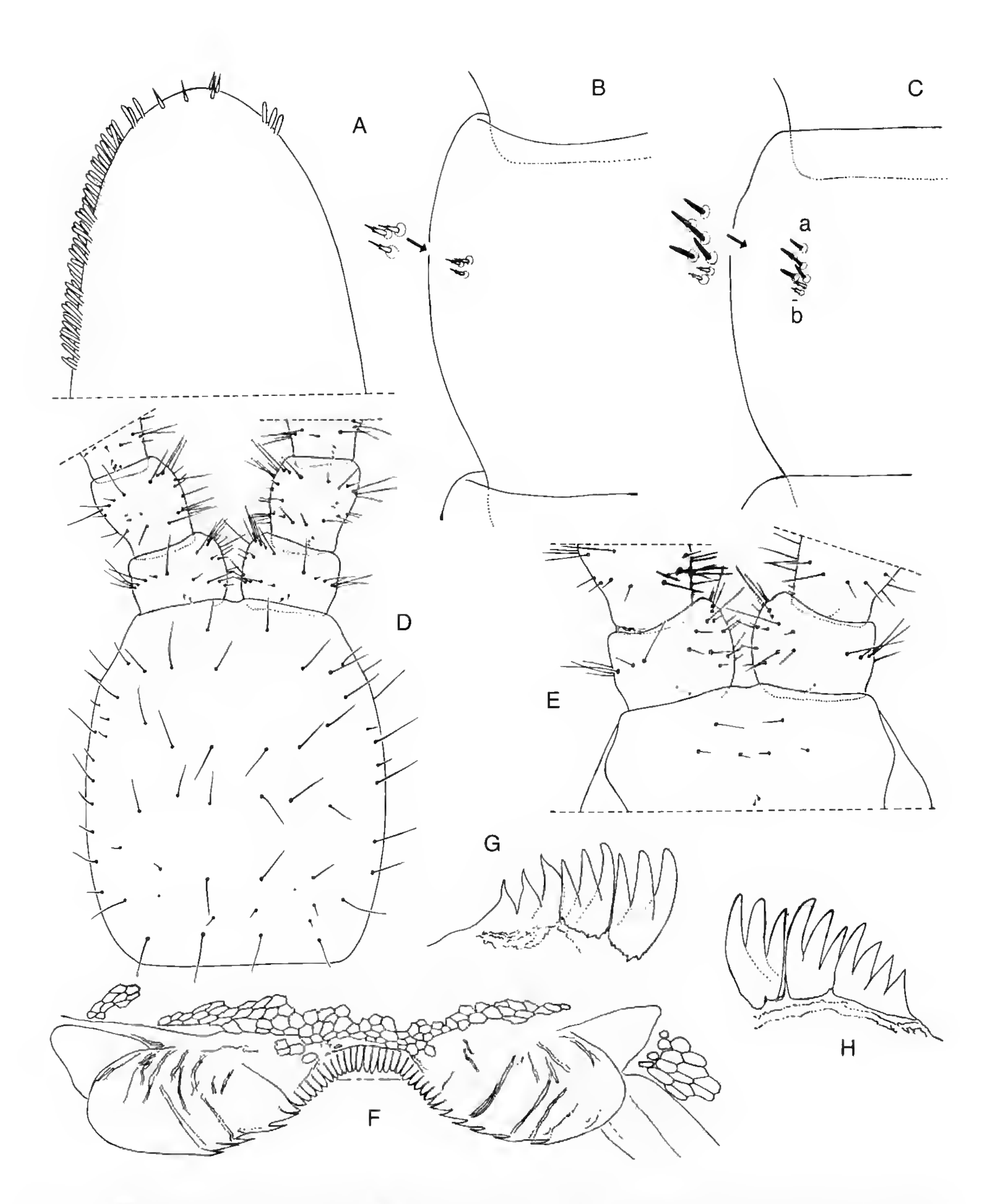


Fig. 21. — *Ctenophilus pratensis* (Demange, 1963), ♂, spécimen C (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, A. V. n° 14, Prairie, 1600 m, Camp I) : **A**, région apicale du dernier article antennaire droit, vue ventrale ; **B**, détail de l'article antennaire IX gauche, vue ventrale ; **C**, détail de l'article antennaire IX gauche, vue dorsale : a et b dans le texte ; **D**, capsule céphalique ; **E**, clypeus et base des antennes ; **F**, labre ; **G-H**, lames dentées des mandibules droite et gauche.

excréteur de la glande à venin de forme cylindrique ; chaetotaxie du coxosternum et des télopodites comme représentées figure 22D.

Pattes, à l'exception de la dernière paire, à chae-

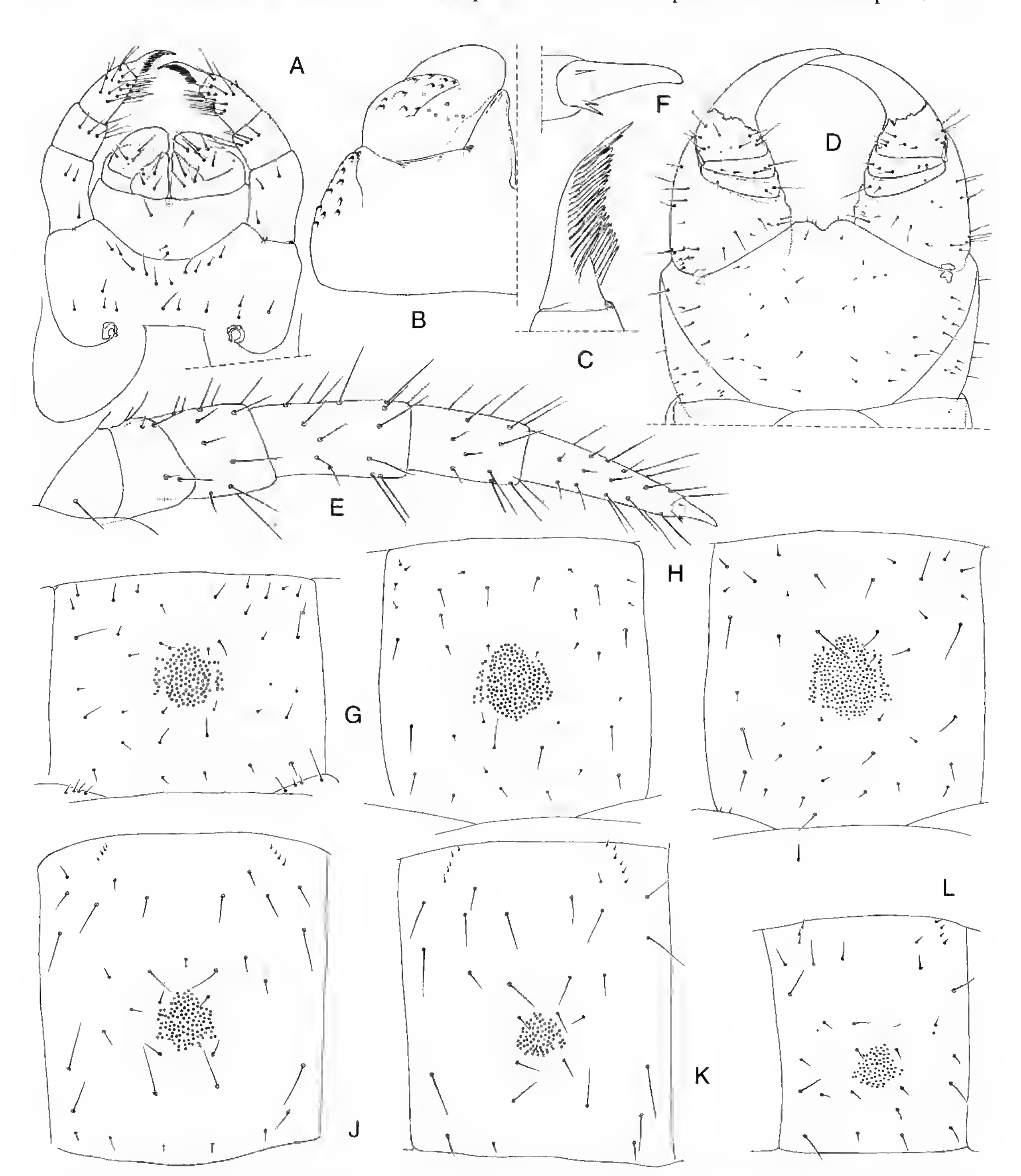


FIG. 22. — *Ctenophilus pratensis* (Demange, 1963), ♂, spécimen C (Côte d'Ivoire ; Mont Nimba, A. V. n° 14 Prairie, 1600 m, Camp I) : **A**, premières et secondes maxilles, vue ventrale ; **B**, première maxille gauche, vue dorsale ; **C**, griffe de la seconde maxille droite, vue ventrale ; **D**, segment forcipulaire, vue ventrale ; **E**, patte XXI gauche, vue ventrale ; **F**, griffe de la patte XXI gauche, vue ventrale ; **G-L**, sternites II, VII, XIV, XXXIII, LI, LXI.

totaxie (Fig. 22E) uniforme tout le long du corps. Griffes avec une épine antérieure et deux épines postérieures à la base ventrale (Fig. 22F).

Sternites : tous les champs poreux non divisés et présents, du sternite II à l'antépénultième. Forme des champs variable tout le long du tronc comme dans la figure 22G-L. Nombre des pores : 128 sur le sternite II, 199 sur le sternite VII, 229 sur le sternite XIV, 113 sur le XXXIII, 79 sur le LI, 76 sur le LXI.

Dernier segment pédifère sans pleurites au niveau du prétergite. Présternite non divisé, forme et chaetotaxie des sternite et tergite comme dans la figure 23A, B. Coxopleures saillants à leur extrémité distale ventrale, soies petites et nombreuses sur presque toute la surface ventrale, peu de soies sur le reste. Deux organes coxaux « hétérogènes » à chaque coxopleure s'ouvrant dans la membrane entre coxopleure et sternite qui couvre leur ouverture. Dernière paire de pattes de sept articles, de forme et de chaetotaxie comme illustrées à la figure 23A, B. Prétarse en un petit tubercule avec quatre petites épines apicales (Fig. 23C).

Segments terminaux : tergite intermédiaire à bord postérieur convexe, sternite intermédiaire à bord postérieur concave ; sternite du segment génital I à bord postérieur convexe. Gonopodes biarticulés, article basal avec environ vingt-huit soies et article distal avec environ vingt et une soies (Fig. 23D) ; pénis avec 1 + 1 soies dorsales apicales (Fig. 23E).

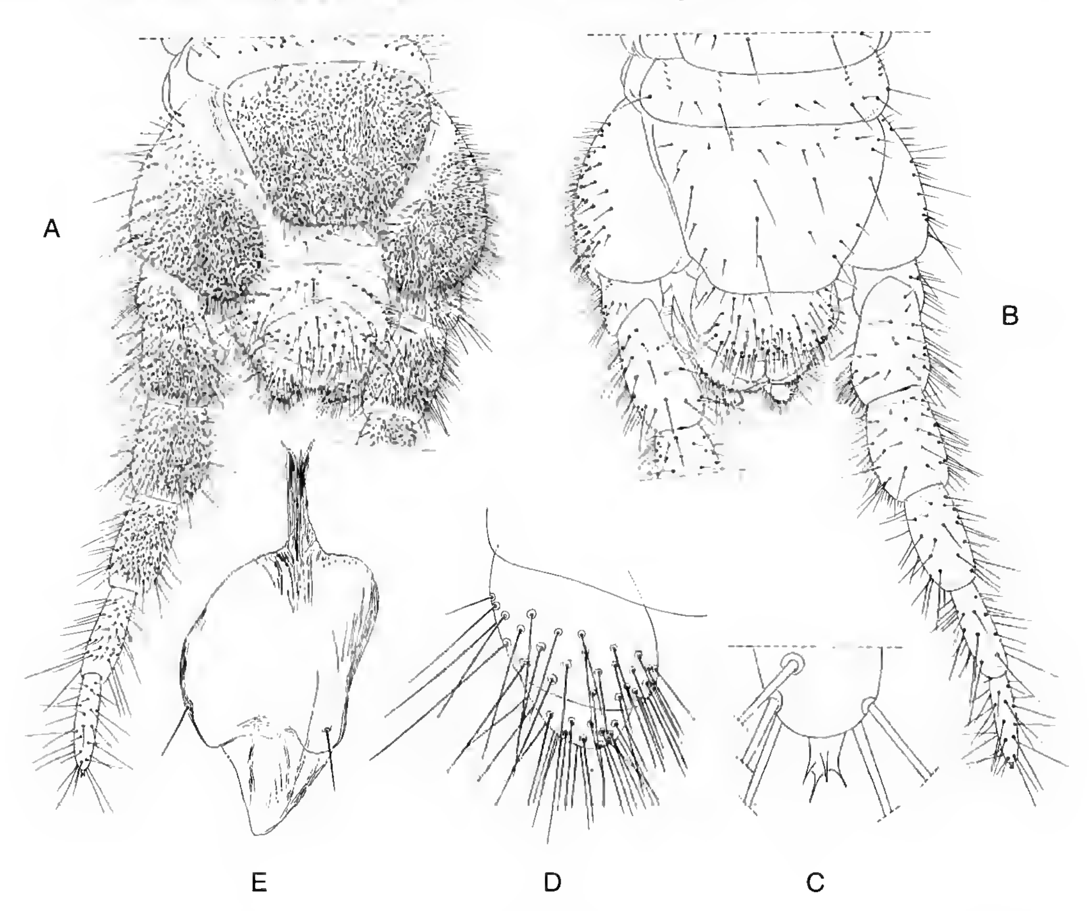


Fig. 23. — *Ctenophilus pratensis* (Demange, 1963), ♂, spécimen C (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, A. V. n° 14 Prairie, 1600 m, Camp I) : **A**, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue ventrale ; **B**, mêmes pièces, vue dorsale ; **C**, détail de l'extrémité du dernier article de la dernière patte droite, vue ventrale ; **D**, gonopode droit, vue ventrale ; **E**, pénis, vue dorsale.

VARIATIONS
Les autres spécimens mâles ont 59, 61, 65 et 67 paires de pattes.

Femelle (spécimen A)
Soixante-trois paires de pattes, longueur du corps 44 mm, largeur maximale 1,8 mm.
Toutes les caractéristiques sont semblables à celles du mâle à l'exception de la morphologie et de la chaetotaxie du dernier segment pédifère et des segments terminaux.
Dernier segment pédifère : forme et chaetotaxie du sternite et du tergite comme représentées à la figure 24A, B. Coxopleures saillants à leur extrémité ventrale distale, soies petites et nombreuses à la moitié distale, le reste de la surface a un très petit nombre de soies. Articles des pattes terminales de forme et de chaetotaxie comme représentées à la figure 24A, B.

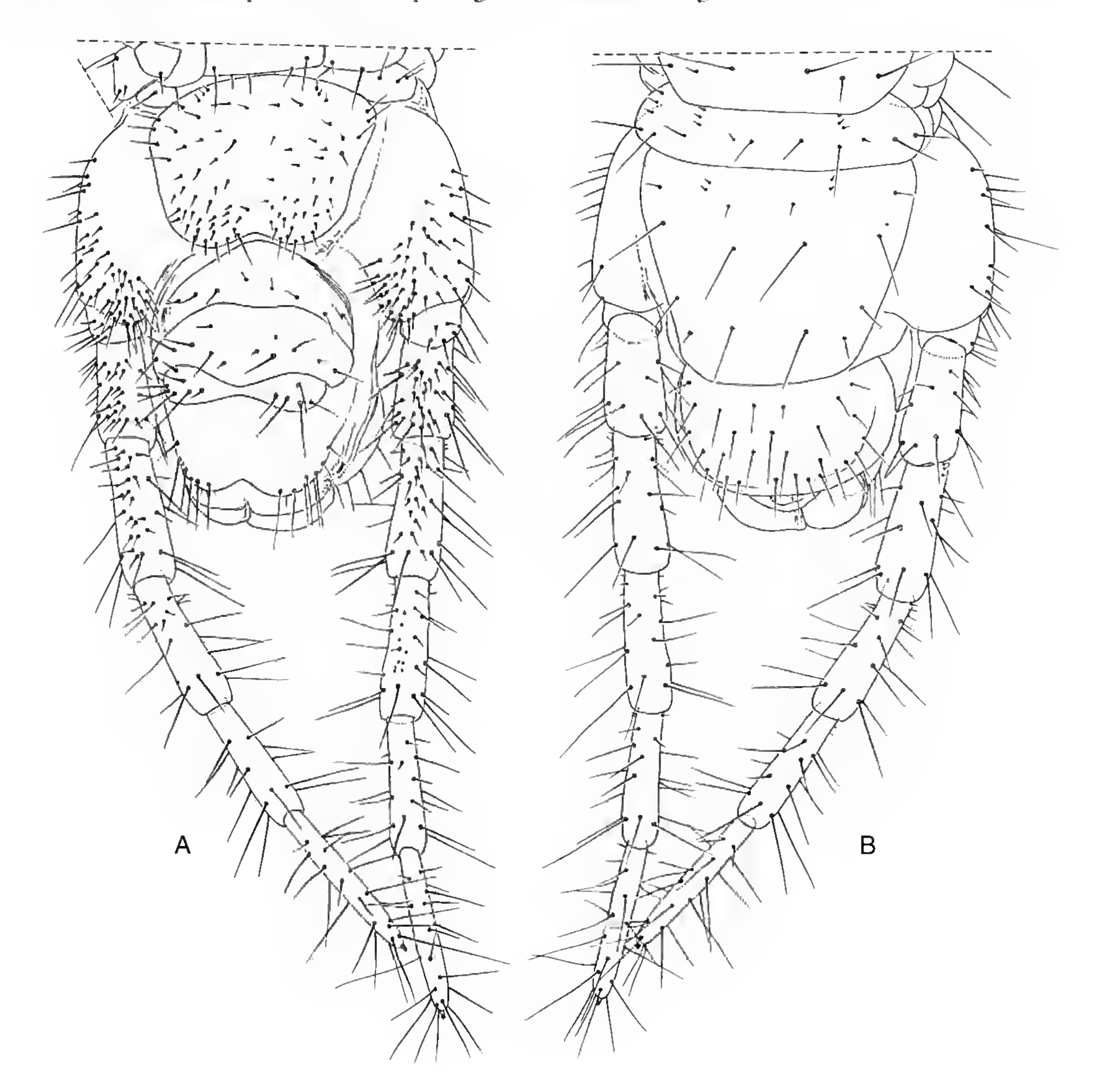


FIG. 24. — *Ctenophilus pratensis* (Demange, 1963), ♀, spécimen A (Côte d'Ivoire : Mont Nimba, A. V. n° 14 Prairie, 1600 m, Camp I) : **A**, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue ventrale ; **B**, mêmes pièces, vue dorsale.

Segments terminaux : tergite intermédiaire à bord postérieur convexe ; sternite intermédiaire à bord postérieur concave ; sternite du segment génital I à bord postérieur convexe dans la partie médiane, concave latéralement. Gonopodes d'un seul article (Fig. 24A).

VARIATIONS

Les autres spécimens femelles ont 65 et 67 paires de pattes.

REMARQUES

Il est établi dans la description originale que les

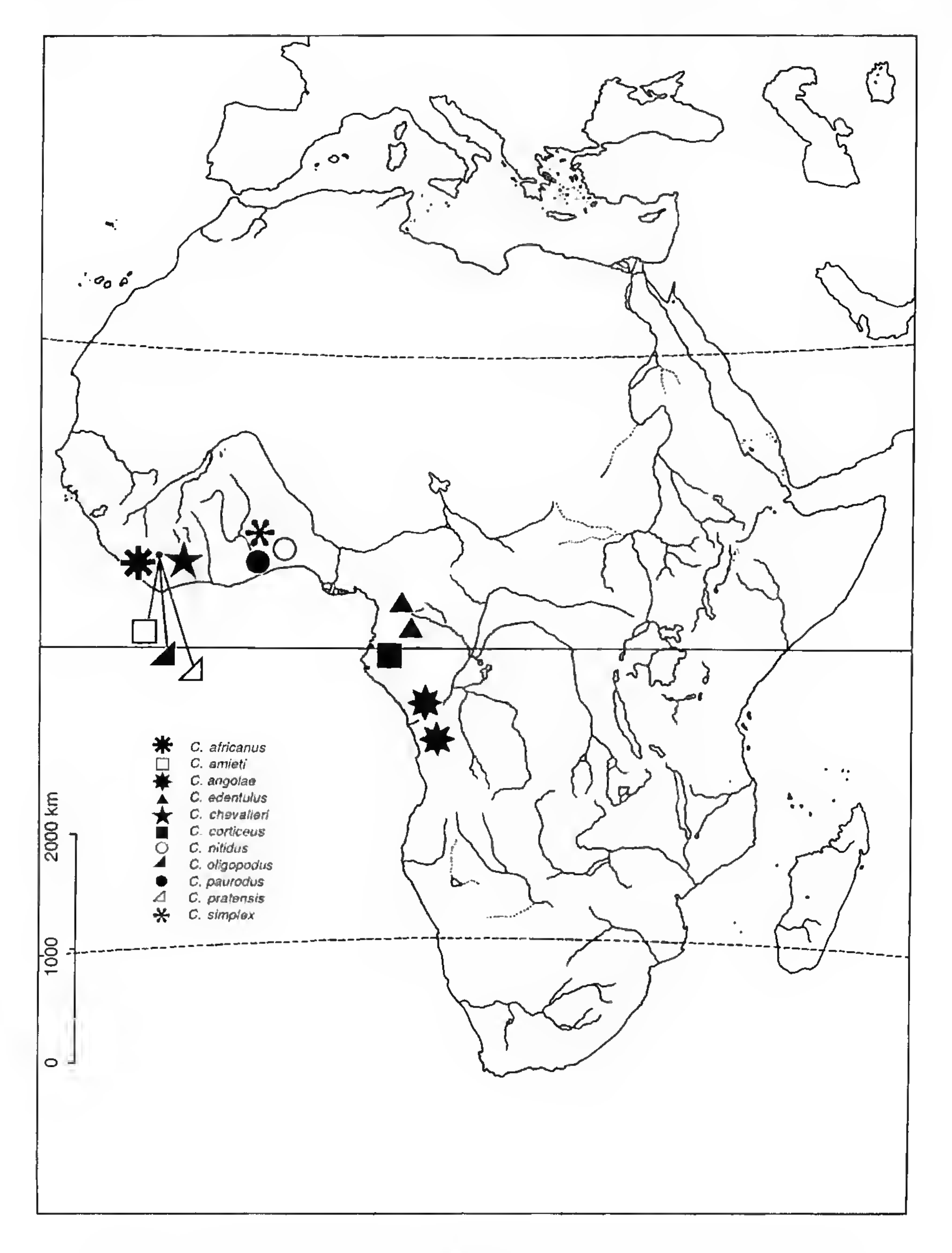


FIG. 25. — Distribution géographique des espèces africaines du genre *Ctenophilus* Cook, 1896.

palpes du coxosternum des premières maxilles sont absents. Un examen attentif au microscope révèle la présence de palpes rudimentaires (Fig. 22B).

REMARQUES SUR LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *Ctenophilus*

L'aire de répartition géographique, largement étendue, de ces chilopodes est tout à fait remarquable en ce qu'elle se dispose de part et d'autre de l'océan Atlantique. Elle a fait l'objet de plusieurs publications dont celles de Cloudsley-Thompson (1948), Crabill (1960b), Kevan (1983), Shear & Peck (1992).
Diverses hypothèses ont été avancées pour expliquer la dispersion des espèces sur de longues distances, notamment l'intervention de moyens inattendus et aléatoires tels que des radeaux par exemple ; Crabill (1960b) fait intervenir ce type de dispersion pour expliquer la disjonction transatlantique entre l'Amérique du Sud et l'Afrique. Certains géophilomorphes étant halophiles, cet aspect particulier de leur biologie ne peut être négligé.
Nos connaissances du genre *Ctenophilus* et des autres genres voisins sont encore trop rudimentaires pour que l'on puisse interpréter ce type de distribution. D'autres facteurs entrent, sans doute, en ligne de compte, comme les phénomènes tectoniques, mais des analyses approfondies sont encore à entreprendre, notamment cladistiques pour l'ensemble de la famille des Schendylidae, et biogéographiques, l'ensemble tendant à joindre des arguments de deux types : cladistiques (vicariance) et dispersalistes.

CLÉ DES ESPÈCES DU GENRE *Ctenophilus* Cook, 1896

(*Ctenophilus paurodus* Cook et *Ctenophilus simplex* Cook ne figurent pas dans cette clé dans l'impossibilité où nous sommes de consulter le matériel-type trop sommairement décrit par les auteurs pour être identifié.)

1. Champs poreux ventraux débutant sur le deuxième sternite 2

— Champs poreux ventraux débutant sur le troisième sternite 5

2. Champs poreux présents dans les régions antérieure et postérieure du corps 3

— Champs poreux présents seulement dans la région antérieure du corps 6

3. Champs poreux présents jusqu'au pénultième segment (la série des champs est interrompue dans la région moyenne du corps ; holotype sans champs du vingt-troisième au quarante-neuvième sternite) ; coxosternum des premières maxilles avec palpes ; 30 mm de long .... *Ctenophilus nesiotes* (Chamberlin)

— Champs poreux étendus jusqu'à l'antépénultième segment (série des champs non interrompue dans la région moyenne du corps) ; pas de palpes au coxosternum des premières maxilles ou seulement des palpes vestigiaux ; 45-50 mm de long 4

4. Quarante-neuf à cinquante-cinq paires de pattes .... *Ctenophilus africanus* Cook

— Cinquante-neuf à soixante-sept paires de pattes ..... *Ctenophilus pratensis* (Demange)

5. Champs poreux présents uniquement sur les sternites antérieurs du corps avec une carène chitineuse interne en demi-cercle ; mesurant jusqu'à 70 mm de long .... *Ctenophilus amieti* (Demange)

— Champs poreux présents sur les sternites antérieurs et postérieurs du corps ; aucune carène interne visible ; 47 mm de long .... *Ctenophilus chevalieri* (Brölemann)

6. Champs poreux étendus tout au plus jusqu'au dix-neuvième sternite ; jusqu'à 17 mm de long ; quarante-sept à cinquante-et-une paires de pattes .... *Ctenophilus nitidus* (Brölemann)

— Champs poreux étendus jusqu'aux vingt-et-unième et vingt-huitième sternites ; de 21 à 34 mm de long 7

7. Champs poreux ovales étendus jusqu'au vingt-huitième sternite ; partie médiane du labre avec onze dents en moyenne ; de quarante-neuf à cinquante-trois paires de pattes .... *Ctenophilus angolae* (Chamberlin)

— Champs poreux atteignant le vingt-cinquième sternite au maximum ; quinze à vingt dents à l'arc médian du labre 8

8. Labre avec de nombreuses dents ; vingt environ à l'arc médian et vingt-cinq à trente à chaque pièce latérale .... *Ctenophilus corticeus* (Demange)

— Dents du labre moins nombreuses : trente au maximum 9

9. Champs poreux circulaires ; palpes au coxosternum des premières maxilles absents ou vestigiaux ; labre avec vingt dents au plus ...... *Ctenophilus oligopodus* (Demange)

— Champs poreux ovales ; palpes au coxosternum des premières maxilles bien visibles ; labre avec trente dents environ .... *Ctenophilus edentulus* (Porat)

Remerciements

L'un des signataires, Luis A. Pereira, souhaite exprimer ici ses plus vifs remerciements et sa reconnaissance au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris pour son accueil et son aide matérielle, qui lui ont permis de poursuivre ses recherches dans les meilleures conditions. Il tient à remercier tout particulièrement le Professeur Y. Coineau, directeur du Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), J.-P. Mauriès et M. Nguyen Duy-Jacquemin, tous deux spécialistes de Myriapodes Diplopodes et Diplopodes Pénicillates.

Nous remercions également le Docteur R. Jocqué du Musée royal d'Afrique Centrale, Tervuren (MRAC) et le Docteur H. W. Lévi du Museum of Comparative Zoology, Harvard (MCZ) pour nous avoir confié le matériel appartenant aux collections dont ils sont responsables.

RÉFÉRENCES

Attems C. 1903. — Synopsis der Geophiliden. *Zoologischer Jahrbücher, Systematik* 18: 155-302.

— 1928. — The Myriopoda of South Africa. *Annals of the South African Museum* 26: 1-431.

— 1929. — Myriapoda. I. Geophilomorpha. *Das Tierreich*, Lief., 52: XIII + 328 p., 307 figs.

— 1938. — Einige neue Geophiliden und Lithobiiden des Hamburger Museums. *Zoologischer Anzeiger* 107 (11/12): 310-317.

— 1952. — Neue Myriapoden des Belgischen Congo. *Annales du Musée royal du Congo belge*, série 8, 18 : 1-139.

Brölemann H. W. 1926. — Myriapodes recueillis en Afrique occidentale française par M. l'Administrateur en chef L. Duboscq. *Archives de Zoologie expérimentale et générale* 65 : 1-159.

Brölemann H. W. & Ribaut H. 1911b. — Note préliminaire sur les genres de Schendylina (Myriapoda, Geophilomorpha). *Bulletin de la Société entomologique de France* 8 : 191-193.

— 1911b. — Diagnoses préliminaires d'espèces nouvelles de Schendylina. *Bulletin de la Société entomologique de France* 10 : 219-222.

— 1912. — Essai d'une monographie des Schendylina (Myriapodes, Géophilomorphes). *Nouvelles Archives du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 5, 4 : 53-183.

Chamberlin R. V. 1918. — The Chilopoda and Diplopoda of the Wesr Indies. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 62 (5): 151-262.

— 1951. — On Chilopoda collecred in North-East Angola by Dr. A. de Barros Machado. *Companhia de Diamantes de Angola (Diamang), Serviçios culturais, Museu do Dundo* 10 (111): 95-111.

Cloudsley-Thompson J. L. 1948. — *Hydroschendyla submarina* (Grube) in Yorkshire : with an hisrorical review of the marine myriapods. *The Naturalist*: 149-152.

Cook O. F. 1896a. — An arrangement of the Geophilidae, a family of Chilopoda. *Proceedings of the United States National Museum* 18 (1039): 63-95.

— 1896b. — VIII. Geophiloidea from Liberia and Togo. *Brandtia*, fasc. 1-18: 35-40.

— 1899. — The Geophiloidea of the Florida Keys. *Proceedings of the entomological Society of Washington* (3): 303-312.

Crabill R. E. 1960a. — On the identities of *Ctenophilus* and *Pleuroschendyla* (Chilopoda: Geophilomorpha: Schendyliidae). *Revue de Zoologie et de Botanique africaines* 62 (1-2) : 145-160.

— 1960b. — Centipedes of the Smithsonian Bredin expeditions to rhe West Indies. *Proceedings of the United States National Museum of Washington* 111: 167-195.

Demange J.-M. 1963. — La réserve narurelle inrégrale du Monr Nimba. III. Chilopoda. *Mémoires de l'Institut français d'Afrique noire* 66 : 1-70.

— 1968. — Myriapodes Chilopodes du Gabon. *Biologia gabonica* 4 (3) : 281-294.

— 1993. — Sur les Myriapodes des termitières mortes de *Macrotermes* du Mont Nimba (Guinée, Côte d'Ivoire). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 15 (1-4) : 107-116.

Fahlander K. 1937. — Einige von v. Porar beschreibene Geophilomorphen. *Arkiv für Zoologi*, 29 (13): 1-5.

Kevan D. K. Mc E. 1983. — A preliminary survey of known and potentially Canadian and Alaskan centipedes (Chilopoda). *Canadian Journal of Zoology* 61: 2938-2955.

Mauriès J. P. 1968. — Myriapodes de l'Île aux singes (Makokou, Gabon) récoltés par J. A. Barra. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 2e série, 40 (4) : 768-771.

Pereira L. A. 1981a. — Esrudios sobre Geofilomorfos neorropicales. II. Nuevos aportes al conocimiento de *Ctenophilus nesiotes* (Chamberlin, 1918). *Neotropica* 27 (78): 179-184.

— 1981b. — Esrudios sobre Geofilomorfos neotropicales. III. Sobre la presencia del genero *Geoperingueyia* Attems en la region neotropicale (Chilopoda: Geophilomorpha : Geophilidae). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina* 40, 1-4: 11-25.

— 1981c (1982). — Nuevas aporres al conocimiento da *Pectiniunguis fijiensis* (Chamberlin, 1920) (Chilopoda; Geophilomorpha; Schendylidae). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina* 41, 1-4: 147-153.

Pereira L. A. & Demange J. M. 1991. — Sur les espèces du genre *Ctenophilus* Cook, 1896 (Chilopoda, Geophilomorpha, Schendylidae). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 13 (1-2) : 81-96.

Porar C. O. von 1894. — Zur Myriapodenfauna Kameruns. *Bihang till K. Svenska Vetensk-Akad. Handlingar*, B. 20, Afd 4 (5): 3-90.

Shear W. A. & Peck S. B. 1992. — Centipeds (Chilopoda) and Symphyla of the Galapagos Islands, Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 70: 2260-2274.

Soumis pour publication le 10 janvier 1996 ;
accepté le 4 octobre 1996.

Un nouveau genre et quatre nouvelles espèces de scorpions (Buthidae) du Moyen-Orient

Wilson R. LOURENÇO & Max VACHON †
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue de Buffon F-75231 Paris cedex 05 (France)

MOTS CLÉS
scorpion,
Afghanistan,
Pakistan,
Afghanorthochirus,
Paraorthochirus,
nouveau genre,
nouvelle espèce.

RÉSUMÉ

Suite à la division du genre *Orthochirus* Karsch, 1891 proposée dans un travail précédent (Lourenço & Vachon 1995), dans lequel le genre *Paraorthochirus* a été créé, un nouveau genre, *Afghanorthochirus* n.g., ainsi que trois nouvelles espèces : *Afghanorthochirus erardi*, *Afghanorthochirus monodi* et *Afghanorthochirus danielleae* sont décrites de l'Afghanistan et du Pakistan. Est également décrite, pour le Pakistan, *Paraorthochirus blandini* n.sp. qui correspond à la quatrième espèce de ce genre.

KEY WORDS
scorpion,
Afghanistan,
Pakistan,
Afghanorthochirus,
Paraorthochirus,
new genus,
new species.

ABSTRACT

Lourenço & Vachon (1995) proposed to divide the genus *Orthochirus* Karsch, 1891 into two genera by describing *Paraorthochirus* for certain species in Iran (Muscat), and Afghanistan. In this paper a third genus, *Afghanorthochirus* n.g., is described and three new species from Afghanistan and Pakistan assigned to it: *Afghanorthochirus erardi*, *Afghanorthochirus monodi* and *Afghanorthochirus danielleae*. *Paraorthochirus blandini* n.sp., the fourth species in that genus, is also described from Pakistan.

INTRODUCTION

Dans un article récent (Lourenço & Vachon 1995), j'ai pu dire l'importance d'une division du très complexe et très confus genre *Orthochirus* Karsch, 1891. Un nouveau genre *Paraorthochirus* a été créé avec la description de deux espèces nouvelles *Paraorthochirus stockwelli*, type du nouveau genre et *Paraorthochirus goyffoni*. L'ancienne espèce *Orthochirus glabrifrons* a été également transférée dans le nouveau genre en tant que *Paraorthochirus glabrifrons* (Kraepelin 1903).

Dans ce même travail, j'ai fait remarquer que certains spécimens collectés en Afghanistan présentaient des caractères morphologiques intermédiaires entre ceux présentés par les genres *Orthochirus* et *Paraorthochirus*, rendant ainsi difficile de les associer d'une manière définitive à un des deux genres. Vachon (1958), dans son synopsis sur les scorpions de l'Afghanistan, soulève une fois de plus les difficultés qu'il renconrre pour une juste détermination du matériel qu'il associe au genre *Orthochirus*. Ainsi, dans ce travail, il se limite à identifier le matériel de Lashkari-Bazar comme *Orthochirus* sp., et celui de Bagrabad, Seistan comme étant *Orthochirus scrobiculosus* au sens large de la définition de cette espèce. À présent, l'étude d'un matériel plus important autorise un nouveau découpage avec la description d'un troisième genre *Afghanorthochirus* n.g. Le matériel préalablement étudié par Vachon (1958) est désormais associé à l'espèce-type du nouveau genre, *Afghanorthochirus erardi*. Cette suite de découpages et de restructurations du « groupe » de genres associés à *Orthochirus*, atteste de leur complexité. Ce groupe, comportant à présent trois genres et dix espèces de scorpions, est réparti sur une très vaste région, allant du Sénégal jusqu'en Inde. Il apparaît comme certain que l'étude de nouveaux spécimens de scorpions associés à ce groupe devra encore autoriser la description de nouveaux genres et de nouvelles espèces.

CLÉ DE DÉTERMINATION POUR LES GENRES CONSIDÉRÉS DANS LE PRÉSENT TRAVAIL

1. Trichobothrie d_2 de la face dorsale du fémur présente ; granules accessoires disposés sur l'ensemble du doigt mobile des pédipalpes .... *Paraorthochirus*

— Trichobothrie d_2 de la face dorsale du fémur absente ; granules accessoires du doigt mobile absents ou disposés sur le tiers distal du doigt 2

2. Granules accessoires du doigt mobile absents .... *Orthochirus*

— Granules accessoires du doigt mobile disposés sur le tiers distal du doigt .... *Afghanorthochirus*

Genre *Orthochirus* Karsch, 1891

ESPÈCE-TYPE. — Espèce-type du genre : *Orthochirus scrobiculosus* (Grube, 1873).

Scorpions de petite taille, de 3 à 5 cm de longueur totale au plus, de coloration allant du fauve-rougeâtre au noirâtre. Pattes et pédipalpes globalement de coloration plus claire. Front de la plaque prosomienne légèrement convexe. Arrière du tubercule oculaire avec des dépressions plus ou moins importantes. Metasoma avec un élargissement important des anneaux dans le sens du premier au cinquième, particulièrement chez les mâles. Présence de nombreuses ponctuations sur les anneaux III à V, qui remplacent les granulations. Vésicule petite et très étroite par rapport au cinquième anneau. Pédipalpes petits et fins proportionnellement au reste du corps. Séries de granules du doigt mobile des pinces privés de granules accessoires (Fig. 1A) (Vachon 1979). Trichobothriotaxie du type A-ß (Vachon 1973, 1975), néobothriotaxique minorante, avec toujours l'absence de la trichobothrie d_2 sur la face dorsale du fémur.

Genre *Paraorthochirus* Lourenço *et* Vachon, 1995

ESPÈCE-TYPE. — Espèce-type du genre : *Paraorthochirus stockwelli* Lourenço *et* Vachon, 1995.

Scorpions d'une plus petite taille que les *Orthochirus* avec 2 à 3 cm de longueur totale. Mêmes caractéristiques générales de coloration et de morphologie que pour le genre *Orthochirus*, mais pouvant être nettement distingué par deux caractéristiques majeures :
– Séries de granules du doigt mobile des pinces des pédipalpes avec la présence de nombreux granules accessoires, internes et externes (Fig. 1B).
– Trichobothriotaxie du type A-ß (Vachon 1973, 1975), orthobothriotaxique, avec toujours la présence de la trichobothrie d_2 sur la face dorsale du fémur (Fig. 2A, B).

Paraorthochirus blandini n.sp.
(Figs 2B, 4A)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Pakistan.** Environs de Karachi, 1953 (pas de collecteur), holotype ♂, déposé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN-RS-8532.

ÉTYMOLOGIE. — Le nom spécifique est créé en hommage à mon collègue le Professeur Patrick Blandin, Directeur de la Grande Galerie de l'Évolution du MNHN.

DESCRIPTION
Coloration
Coloration générale rouge-brunâtre. Plaque prosomienne rouge-brunâtre estompée. Mesosoma rouge-brunâtre. Anneaux métasomaux I à V rouge-brunâtre avec la face ventrale allant vers le brunâtre ; carènes noirâtres. Vésicule rougeâtre ; aiguillon rougeâtre-noirci. Peignes jaunâtres ; opercule génital, sternum, hanches et processus maxillaire jaune-rougeâtre. Pattes rougeâtres sur les trois premiers segments et jaunâtres sur les quatre derniers. Pédipalpes avec le fémur rougeâtre et le tibia et la pince jaunâtres. Chélicères rougeâtres avec une trame brunâtre estompée.

Morphologie
Prosoma : front de la plaque prosomienne avec une très légère convexité ; tubercule oculaire antérieur par rapport au centre de la plaque prosomienne ; yeux médians séparés par un diamètre oculaire et demi ; trois paires d'yeux latéraux. Carènes moyennement marquées ; granulations bien marquées. Mesosoma : tergites fortement granulés, davantage en arrière. Seule une carène axiale est présente sur les tergites I à VI, mais très faiblement marquée ; le huitième avec cinq carènes. Metasoma : anneaux aplatis avec des granulations et des carènes moyennement marquées. Anneaux I à V avec respectivement 10-10-8-2-2 carènes. Un élargissement important est observé dans les anneaux postérieurs. Les deux derniers anneaux sont couverts de ponctuations et la chitine reste lisse entre ces ponctuations. Absence d'une chétotaxie importante sur tous les anneaux et sur la vésicule, caractère qui rapproche la nouvelle espèce de *Paraorthochirus goyffoni* Lourenço *et* Vachon, 1995. Vésicule pratiquement lisse ; aiguillon plus court que la vésicule, peu incurvé et dépourvu d'épine sous-aiguillonnaire (Fig. 4A). Sternites à stigmates

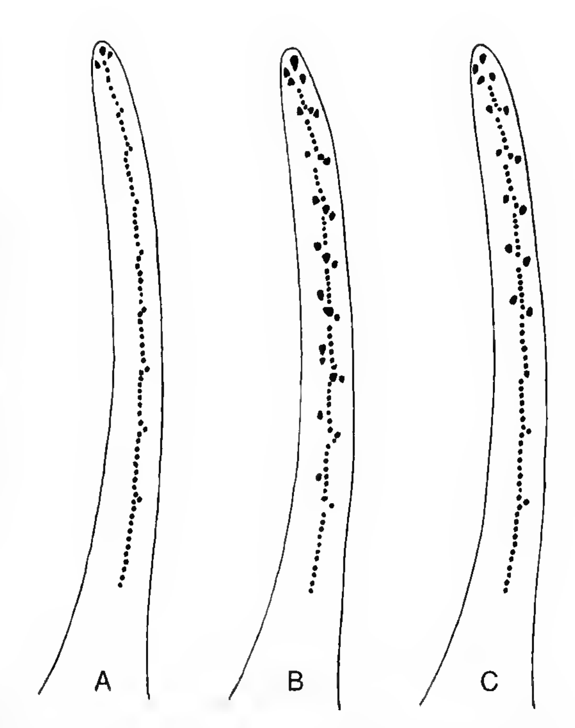
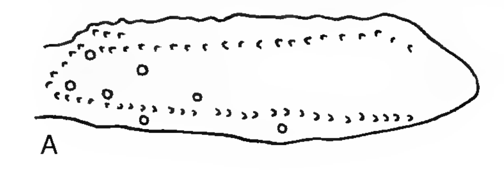
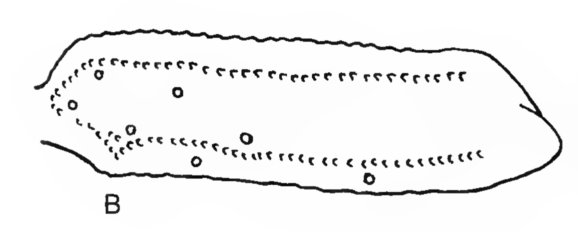


FIG. 1. — Tranchants des doigts mobiles des pinces. **A**, *Orthochirus innesi* Simon, 1910, ♂ ; **B**, *Paraorthochirus stockwelli* Lourenço *et* Vachon, 1995, holotype ♂ ; **C**, *Afghanorthochirus erardi* n.sp., holotype ♀.

petits et aplatis, linéaires. Le dernier sternite abdominal porte quatre carènes peu granulées ; les autres sternites sont pratiquement lisses. Peignes avec 22-23 dents. Pédipalpes ; fémur à cinq carènes, tibia avec six carènes peu définies ; absence d'une granulation dentiforme sur la face interne ; pince très lisse. Tranchant des doigts mobiles avec huit séries de granules ; présence de granules accessoires internes et externes bien marqués ; trois granules distaux sont présents sous la dent terminant le doigt mobile.





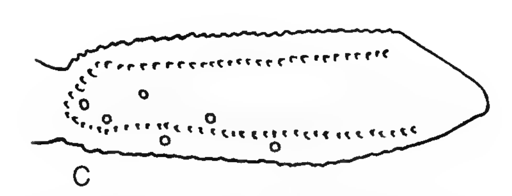


Fig. 2. — Fémur, vue dorsale. **A**, *Paraorthochirus goyffoni* Lourenço *et* Vachon, 1995 ; **B**, *Paraorthochirus blandini* n.sp. ; **C**, *Afghanortochirus erardi* n.sp.

Chélicères avec la dentition caractéristique des Buthidae (Vachon 1963) : doigt mobile à deux dents basales et une sub-distale. Trichobothriotaxie du type A-ß (Vachon 1973, 1975), orthobothriotaxique ; trichobothrie d_2 de la face dorsale du fémur toujours présente (Fig. 2B). Tarses des pattes avec une double rangée de 5/6 épines fines ; les hanches des pattes postérieures portent des granules arrondis peu nombreux. Éperons tibiaux et tarsaux bien développés.

Affinités

La nouvelle espèce est voisine de *Paraorthochirus goyffoni*. Cependant elle peut être distinguée par la présence d'une très forte granulation sur les tergites, tandis que chez *P. goyffoni* les tergites sont très faiblement granulés.

Genre *Afghanorthochirus* n.g.

Espèce-type. — Espèce-type du genre : *Afghanorthochirus erardi* n.sp.

Scorpions de petite taille, voisine de celle présentée par les *Orthochirus* avec 3 à 4 cm de longueur totale. Mêmes caractéristiques générales de coloration et de morphologie que pour les genres *Orthochirus* et *Paraorthochirus*, mais pouvant être nettement distingué par les caractéristiques suivantes :

– Séries de granules du doigt mobile des pinces des pédipalpes avec la présence de granules accessoires uniquement dans sa partie distale (Fig. 1C).

Tableau 1. — Mensurations en mm des exemplaires décrits (holotypes).

	P. blandini n.sp.	*A. erardi* n.sp.	*A. monodi* n.sp.	*A. danielleae* n.sp.
Prosoma				
longueur	4,1	4,1	3,5	4,0
largeur antérieure	2,8	2,9	2,3	2,8
largeur postérieure	4,6	5,4	4,2	5,3
Anneau caudal I				
longueur	2,1	2,0	1,7	2,1
largeur	3,8	3,6	3,1	3,7
Anneau caudal V				
longueur	4,4	4,0	3,0	4,0
largeur	4,4	4,2	3,6	4,3
hauteur	3,1	3,0	2,4	2,0
Vésicule				
largeur	1,7	1,8	1,6	1,4
hauteur	0,8	1,1	1,1	1,0
Pédipalpe				
fémur longueur	3,2	3,1	2,5	2,9
fémur largeur	0,9	1,0	0,7	1,0
tibia longueur	3,8	3,8	2,9	3,6
tibia largeur	1,2	1,2	1,2	1,2
pince longueur	5,4	5,2	4,5	5,4
pince largeur	0,8	1,0	0,9	1,0
pince hauteur	1,0	1,1	1,0	1,2
doigt mobile long.	4,1	4,0	3,3	3,9

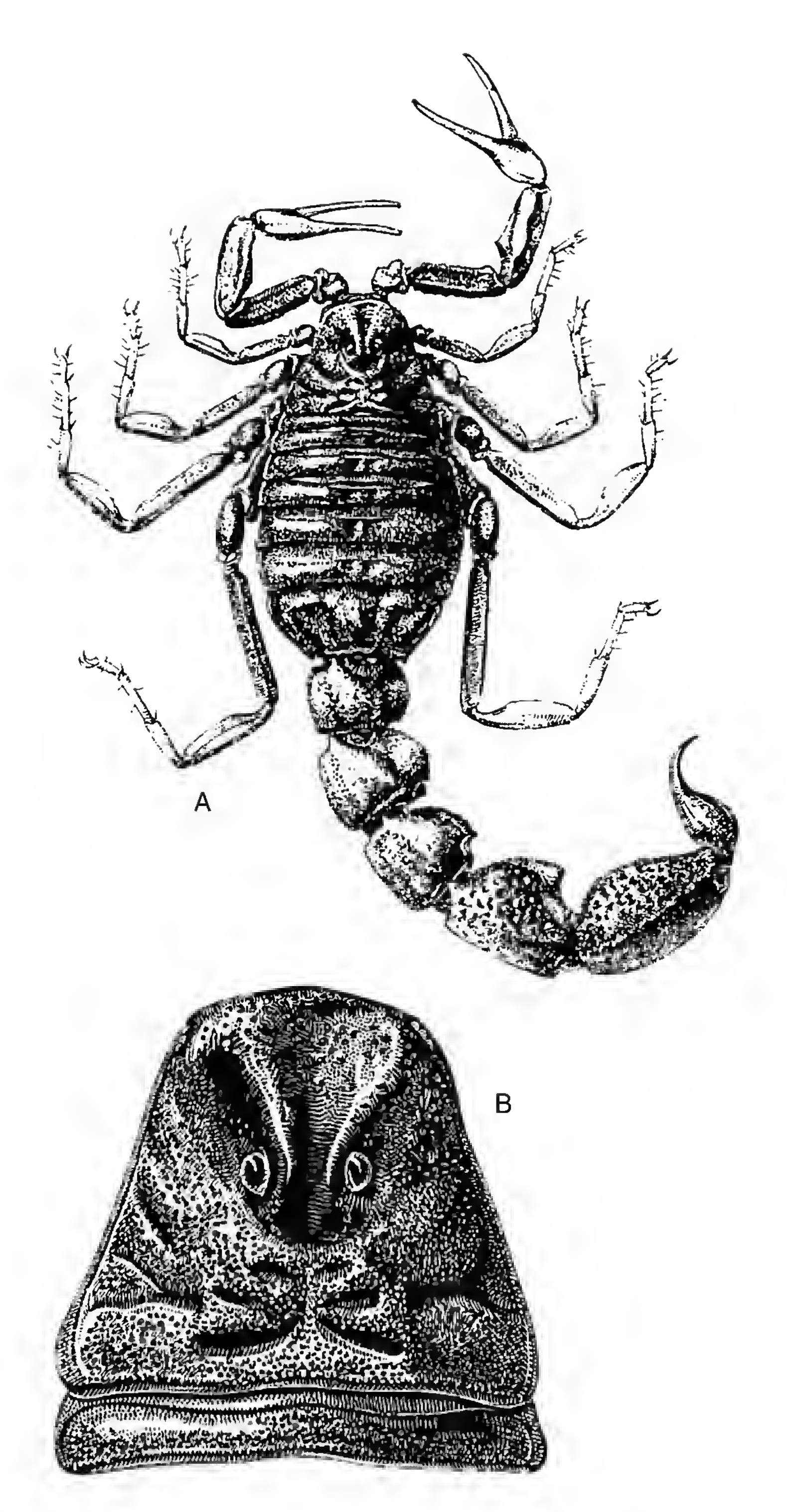


Fig. 3. — *Afghanorthochirus erardi* n.sp. **A**, holotype ♀ (*cf.* Vachon 1958) ; **B**, plaque prosomienne et tergite I (*cf.* Vachon 1958).

– Trichobothriotaxie du type A-ß (Vachon 1973, 1975), néobothriotaxique minorante, avec toujours l'absence de la trichobothrie d_2 sur la face dorsale du fémur (Fig. 2C).

Afghanorthochirus erardi n.sp.
(Figs 2C, 3, 4B)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Afghanistan.** Région sud à 95 km au NE de Zaranj, 4.IV.1972, (C. Nauman), holotype ♀ déposé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN-RS-8530. — Bazar, 1951, (A. Serfaty), série typique : 1 ♂, 2 ♀♀ (paratypes MNHN-RS-2403).
Pakistan. Mirpur-Sakro au sud de Karachi, 1962, (Anderson), 3 ♂♂, 1 ♀ (paratypes MNHN-RS-8533)[1].

ÉTYMOLOGIE. — Le nom spécifique est créé en hommage à mon collègue le Professeur Christian Erard, Directeur du Laboratoire des Mammifères et Oiseaux du MNHN.

DESCRIPTION
(fondée sur l'holotype)
Coloration
Coloration générale rouge-brunâtre foncé. Plaque prosomienne brunâtre foncé. Mesosoma avec la même coloration que celle de la plaque prosomienne. Anneaux métasomaux I à V rougeâtres sur la face dorsale et brunâtres sur la face ventrale. Vésicule rougeâtre très foncé ; aiguillon rougeâtre-noirci. Peignes jaunâtres ; opercule génital jaune-rougeâtre ; sternum, hanches, processus maxillaire et sternites rougeâtres, sauf pour le dernier sternite qui est brunâtre. Pattes jaunâtres ; pédipalpes jaunâtres avec le fémur rouge-brunâtre ; chélicères jaune-brunâtre.

Morphologie
Prosoma : front de la plaque prosomienne avec une très légère convexité ; tubercule oculaire antérieur par rapport au centre de la plaque prosomienne ; yeux médians séparés par un diamètre oculaire et demi ; trois paires d'yeux latéraux. Carènes faiblement marquées ; granulations bien marquées. Mesosoma : tergites fortement granulés, davantage en arrière. Seule une carène axiale est présente sur les tergites I à VI, mais faiblement marquée ; le septième avec cinq carènes. Metasoma : anneaux aplatis avec des granulations et des carènes moyennement marquées. Anneaux I à V avec respectivement 10-10-8-4-4 carènes. Un élargissement important est observé dans les anneaux postérieurs. Les deux derniers anneaux sont couverts de ponctuations et la chitine reste lisse entre ces ponctuations. Absence d'une chétotaxie importante sur tous les anneaux et sur la vésicule. Vésicule fortement ponctuée ; aiguillon plus court que la vésicule, peu incurvé et dépourvu d'épine sous-aiguillonnaire (Fig. 4B). Sternites à stigmates petits et aplatis, linéaires. Le dernier sternite abdominal porte quatre carènes granulées ; les autres sternites sont nettement moins ornés de granules et de carènes qui, lorsqu'elles sont esquissées, sont lisses. Peignes avec 17-17 dents. Pédipalpes : fémur à cinq carènes, tibia à carènes peu définies, à faible granulation ; présence d'une légère granulation dentiforme sur la face interne ; pince très lisse. Tranchant des doigts mobiles avec huit séries de granules ; présence de granules accessoires internes et externes moyennement marqués sur le tiers distal du doigt ; deux granules distaux sont présents sous la dent terminant le doigt mobile. Chélicères avec la dentition caractéristique des Buthidae (Vachon 1963) : doigt mobile à deux dents basales et une sub-distale. Trichobothriotaxie du type A-ß (Vachon 1973, 1975), néobothriotaxie minorante ; trichobothrie d_2 de la face dorsale du fémur toujours absente (Fig. 2C). Tarses des pattes avec une double rangée de 5/6 épines fines ; les hanches des pattes postérieures portent des granules arrondis peu nombreux, sauf sur les bords de ces articles. Éperons tibiaux et tarsaux bien développés.

PARATYPES
Les spécimens du Pakistan présentent une taille globale légèrement plus petite avec 22-23, 22-22, 21-22 dents aux peignes pour les mâles et 17-16 pour la femelle. Spécimens de l'Afghanistan avec 21-21 dents des peignes pour le mâle et 17-18 pour la femelle.

---

1. Les exemplaires collectés au Pakistan sont à mon avis atypiques, et peuvent en réalité correspondre à une espèce différente. Je préfère cependant les associer à *A. erardi* pour le moment, jusqu'à ce que plus de matériel puisse être étudié.

Afghanorthochirus monodi n.sp.
(Fig. 4C)

Matériel examiné. — **Afghanistan.** Bozbaï (entre Bala Morghah et Qal ĕh Now), 23.X.1957, (K. Lindberg), holotype ♀, 3 ♀♀ paratypes avec les mêmes données que pour l'holotype. Déposé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN-RS-3910.

Étymologie. — Le nom spécifique est créé en hommage au Professeur Théodore Monod, Professeur honoraire au MNHN.

Description
(fondée sur l'holotype)
Coloration
Coloration générale jaune-brunâtre. Plaque prosomienne brunâtre estompée. Mesosoma brunâtre estompé avec des zones jaunâtres. Anneaux métasomaux I à V jaune-rougeâtre ; le cinquième un peu plus foncé. Vésicule jaune-rougeâtre ; aiguillon rougeâtre. Peignes, opercule génital, sternum, hanches et processus maxillaire jaunâtres avec des nuances de taches brunâtres ; sternites jaune-brunâtre ; le dernier rougeâtre. Pattes et pédipalpes globalement jaune clair ; chélicères jaune-rougeâtre avec une trame brunâtre clair.

Morphologie
Prosoma : front de la plaque prosomienne avec une très légère convexité ; tubercule oculaire antérieur par rapport au centre de la plaque prosomienne ; yeux médians séparés par un diamètre oculaire et demi ; trois paires d'yeux latéraux. Carènes et granulations moyennement marquées. Mesosoma : tergites entre moyennement et faiblement granulés, davantage en arrière. Seule une carène axiale est présente sur les tergites I à VI, moyennement marquée ; le septième avec cinq carènes. Metasoma : anneaux aplatis avec des granulations et des carènes moyennement marquées. Anneaux I à V avec respectivement 10-10-8-4-4 carènes. Un élargissement important est observé dans les anneaux postérieurs. Les trois derniers anneaux sont couverts de ponctuations entre lesquelles la chitine reste lisse. Présence d'une chétotaxie moyenne sur les anneaux II à V et sur la vésicule. Vésicule légèrement ponctuée, pratiquement lisse ; aiguillon presque aussi long que la vésicule, peu incurvé et dépourvu d'épine sous-aiguillonnaire (Fig. 4C). Sternites à stigmates petits et aplatis, linéaires. Le dernier sternite porte quatre carènes faiblement granulées ; les autres sternites sont nettement moins ornés de

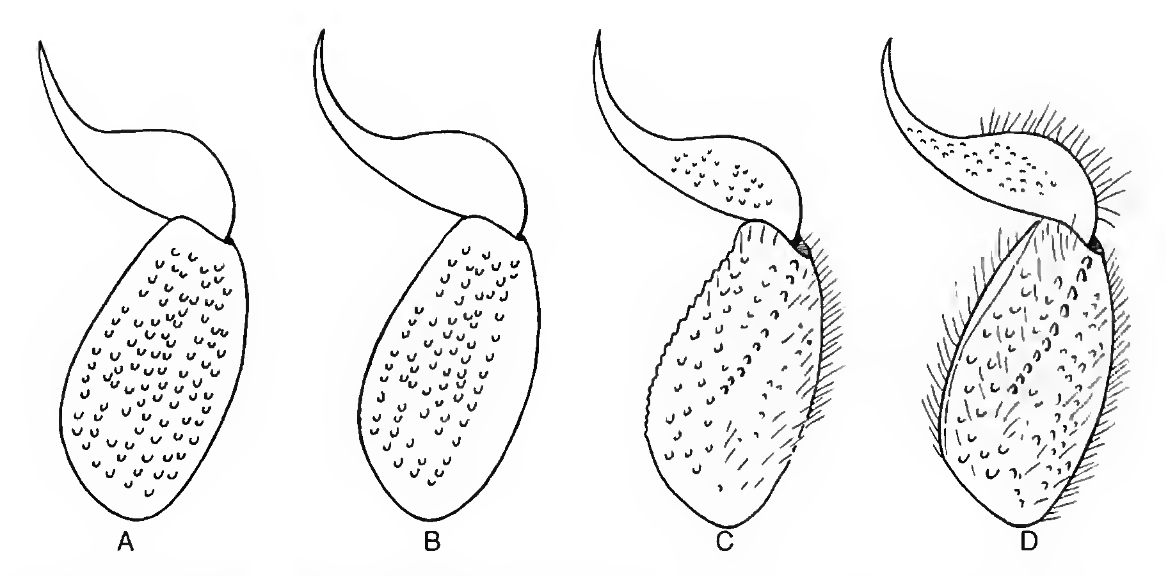


Fig. 4. — Cinquième anneau et telson, vue latérale. **A**, *Paraorthochirus blandini* n.sp. ; **B**, *Afghanorthochirus erardi* n.sp. ; **C**, *Afghanorthochirus monodi* n.sp. ; **D**, *Afghanorthochirus danielleae* n.sp.

granules et de carènes qui, lorsqu'elles sont esquissées, sont lisses. Peignes avec 17-17 dents. Pédipalpes : fémur à cinq carènes, tibia à carènes peu définies, avec absence de granulation ; absence d'une granulation dentiforme sur la face interne qui est lisse ; pince très lisse. Tranchant des doigts mobiles avec huit séries de granules ; présence de granules accessoires internes et externes sur le tiers distal du doigt, faiblement marqués ; deux granules distaux sont présents sous la dent terminant le doigt mobile. Chélicères avec la dentition caractéristique des Buthidae (Vachon 1963) : doigt mobile à deux dents basales et une sub-distale. Trichobothriotaxie du type A-ß (Vachon 1973, 1975), néobothriotaxie minorante ; trichobothrie d_2 de la face dorsale du fémur toujours absente. Tarses des pattes avec une double rangée de 6/7 épines fines ; les hanches des pattes postérieures portent peu de granules arrondis. Éperons tibiaux et tarsaux bien développés.

PARATYPES

Trois femelles paratypes avec 17-17, 19-18 et 16-17 dents aux peignes. Mêmes données que pour l'holotype.

Afghanorthochirus danielleae n.sp. (Fig. 4D)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Afghanistan.** Région sud, Prov. Farah, Delaram, avril 1972, (Brade & Nauman), holotype ♀, déposé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN-RS-8531.

ÉTYMOLOGIE. — Le nom spécifique est créé en hommage au Dr Danielle Defaye du Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), MNHN.

DESCRIPTION

Coloration

Coloration générale jaune-brunâtre. Plaque prosomienne brunâtre estompée. Mesosoma brunâtre. Anneaux métasomaux I à V brun-rougeâtre ; le cinquième légèrement plus foncé. Vésicule rougeâtre ; aiguillon rouge-noirâtre. Peignes et opercule génital jaunâtres ; sternum, hanches et processus maxillaire brun-jaunâtre ; sternites jaunâtres ; le dernier brunâtre estompé. Pattes jaune-brunâtre, avec des taches noirâtres sur les carènes. Pédipalpes : fémur brunâtre ; tibia jaunâtre avec des taches brunâtres sur les carènes ; chélicères jaunâtres avec une trame brunâtre.

Morphologie

Prosoma : front de la plaque prosomienne avec une très légère convexité ; tubercule oculaire antérieur par rapport au centre de la plaque prosomienne ; yeux médians séparés par un diamètre oculaire et demi ; trois paires d'yeux latéraux. Carènes entre faiblement et moyennement marquées ; granulations faiblement marquées. Mesosoma : tergites entre moyennement et fortement granulés, surtout dans leurs régions postérieures. Seule une carène axiale est présente sur les tergites I à VI, mais faiblement marquée ; le septième a cinq carènes. Metasoma : anneaux aplatis avec des granulations et des carènes moyennement marquées. Anneaux I à V avec respectivement 10-8-6-2-2 carènes. Un fort élargissement est observé dans les anneaux postérieurs. Les quatre derniers anneaux sont couverts de ponctuations entre lesquelles la chitine reste lisse. Quatrième anneau avec des indices des carènes latérales ; cinquième avec uniquement la présence des carènes latéro-ventrales. Présence d'une forte chétotaxie sur les anneaux et sur la vésicule, donnant un aspect poilu au metasoma. Vésicule marquée par des ponctuations sur la face ventrale ; aiguillon plus court que la vésicule, peu incurvé et dépourvu d'épine sous-aiguillonnaire (Fig. 12). Sternites à stigmates petits et aplatis, linéaires. Les deux derniers sternites portent quatre carènes granulées ; les autres sternites sont moins ornés de granules et de carènes qui, lorsqu'elles sont esquissées, sont lisses. Peignes avec 18-18 dents. Pédipalpes : fémur à cinq carènes, tibia à sept carènes bien définies, à granulation peu marquée ; absence d'une épine dentiforme sur la face interne qui est lisse ; pince très lisse. Tranchant des doigts mobiles avec huit séries de granules ; présence de granules accessoires internes et externes sur le tiers distal du doigt ; deux granules distaux sont présents sous la dent terminant le doigt mobile. Chélicères avec la dentition caractéristique des Buthidae (Vachon 1963) : doigt mobile à deux dents basales et une

sub-distale. Trichobothriotaxie du type A-ß (Vachon 1973, 1975), néobothriotaxie minorante ; trichobothrie d_2 de la face dorsale du fémur toujours absente. Tarses des pattes avec une double rangée de 5/6 épines fines ; les hanches des pattes postérieures portent peu de granules arrondis. Éperons tibiaux et tarsaux bien marqués.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES ESPÈCES DU GENRE *Afghanorthochirus*

1. Anneaux du métasoma et vésicule avec des nombreuses ponctuations ; absence d'une chétotaxie .... *Afghanorthochirus erardi*

— Anneaux du métasoma et vésicule avec des faibles ponctuations ; présence d'une chétotaxie moyenne ou importante 2

2. Présence d'une chétotaxie moyenne sur les anneaux II à V et la vésicule .... *Afghanorthochirus monodi*

— Présence d'une chétotaxie très importante sur tous les anneaux et la vésicule .... *Afghanorthochirus danielleae*

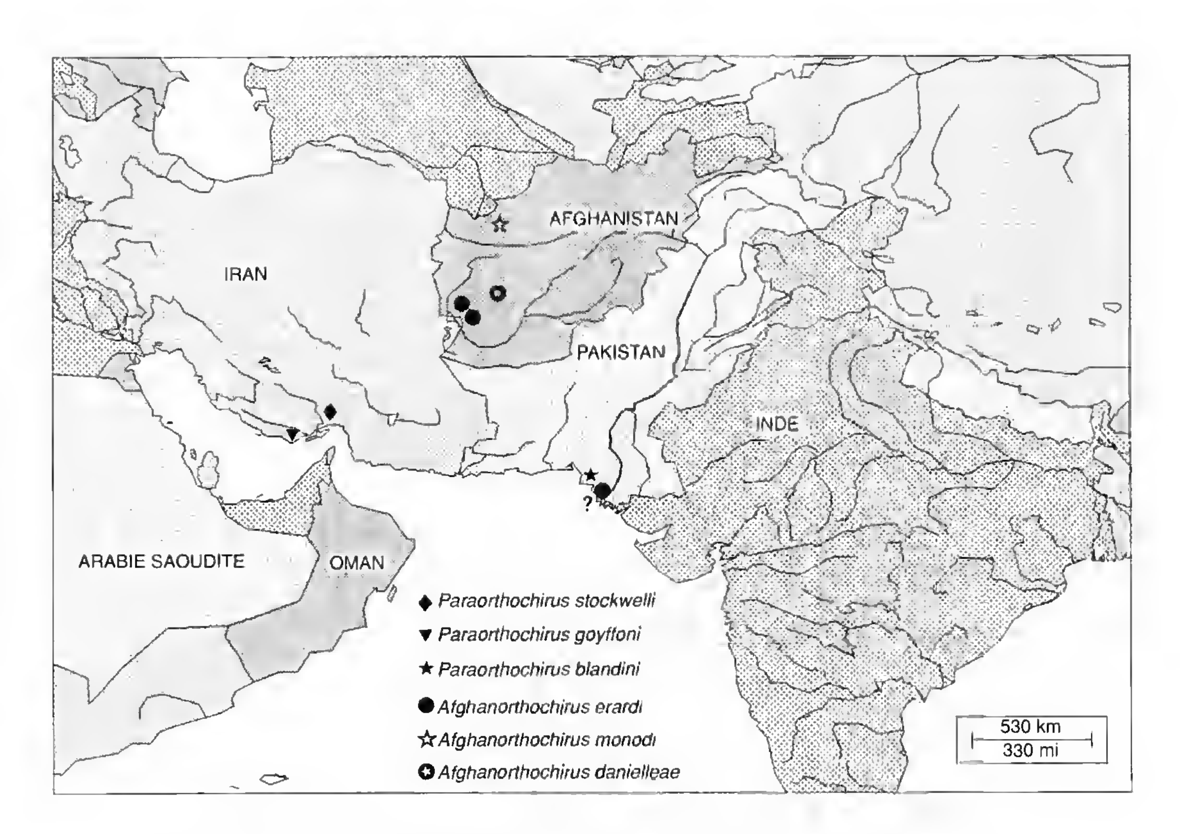


FIG. 5. — Carte de répartition des espèces des genres *Paraorthochirus* et *Afghanorthochirus*.

Remerciements
Je suis très reconnaissant à M. J. Rebière pour sa contribution à la réalisation de plusieurs dessins illustrant le présent travail, et au Dr S. Jourdan pour la mise en forme du texte.

RÉFÉRENCES

Lourenço W. R. & Vachon M. 1995. — Un nouveau genre et deux nouvelles espèces de scorpions Buthidae d'Iran. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 17 (3-4) : 297-305.

Vachon M. 1958. — Scorpionida (Chelicerata) de l'Afghanistan. The third Danish Expedition to Central Asia. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening* 120: 121-187.

— 1963. — De l'utilité, en systématique, d'une nomenclature des dents des chélicères chez les scorpions. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 2, 35 (2) : 161-166.

— 1973. — Étude des caractères utilisés pour classer les familles et les genres de scorpions (Arachnides). 1. La trichobothriotaxie en arachnologie. Sigles trichobothriaux et types de trichobothriotaxie chez les scorpions. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 3e série, n° 140, Zoologie, 104 : 857-958.

— 1975. — Sur l'utilisation de la trichobothriotaxie du bras des pédipalpes des scorpions (Arachnides) dans le classement des genres de la famille des Buthidae Simon. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris, série D, 281 : 1597-1599.

— 1979. — Arachnids of Saudi Arabia Scorpiones: 30-66, *in Fauna of Saudi Arabia* I.

Soumis pour publication le 22 juillet 1996 ;
accepté le 8 novembre 1996.

A new species of *Laomedia* (Crustacea, Thalassinidea, Laomediidae) from Australia with notes on its ecology

Nguyen NGOC-HO
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

John C. YALDWYN
Honorary Research Associate, Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa,
PO Box 467, Wellington (New Zealand)

KEY WORDS
Crustacea,
Decapoda,
Thalassinidea,
Laomediidae,
taxonomy,
Laomedia,
Australia.

ABSTRACT
Laomedia barronensis n.sp. from northern Queensland is compared with the sympatric *L. healyi* Yaldwyn *et* Wear, 1970 known from eastern and south-eastern Australia, and *L. astacina* de Haan, 1841 from Japanese, Korean and Chinese waters. *L. barronensis* differs from the two other described species of *Laomedia* in having antennular and antennal peduncles subequal in length, and in lacking both postocular spine and a spine below the *linea thalassinica*. The holotype and single known specimen of *L. barronensis*, an ovigerous female, was dug from above low tide level at a depth of about 1.5 m, in a moist *Sesarma* crab burrow system in the muddy banks of the Barron River, near Cairns, Queensland. That part of the burrow system would have been submerged at high tide.

MOTS CLÉS
Crustacea,
Decapoda,
Thalassinidea,
Laomediidae,
taxonomie,
Laomedia,
Australie.

RÉSUMÉ
Laomedia barronensis n.sp. du nord de Queensland est comparée à sa voisine géographique, *L. healyi* Yaldwyn *et* Wear, 1970 connue de l'est et du sud-est de l'Australie, et à *L. astacina* de Haan, 1841 récoltée au Japon, en Corée et en Chine. *L. barronensis* s'en distingue spécialement par les pédoncules antennulaire et antennaire à peu près de même longueur, et par l'absence à la fois de l'épine postoculaire et de l'épine postérieure à la ligne thalassinienne. L'holotype et unique spécimen connu de *L. barronensis*, une femelle ovigère, a été récolté au-dessus du niveau de marée basse, à 1,5 m de profondeur, dans un système de galeries humides de *Sesarma* sur les bords vaseux de la rivière Barron, près de Cairns, Queensland. Cette partie de la galerie aurait été submergée à marée haute.

INTRODUCTION

In 1972, one of the present authors (J. C. Y.) published a jointly authored description (Yaldwyn & Wear 1972) of an Australian species of *Laomedia*, *L. healyi* Yaldwyn *et* Wear, 1970, that had been named in a preliminary description two years previously. The type species of the genus, *Laomedia astacina* de Haan, 1841 is known from Japan, Korea (see Sakai 1962; Kim 1973) and also from China. The Chinese distribution is based on unpublished specimens from Hongkong in the Museum of New Zealand, collected by R. G. Wear, 1974. The only other species of *Laomedia* recognised in 1972 was an undescribed species from northern Queensland, represented by a single ovigerous female taken sympatrically with *L. healyi* and referred to as "*Laomedia* n.sp. (Barron River)" in Yaldwyn & Wear (1972: 126, 130, 137).

No further specimens of *Laomedia* n.sp. (Barron River) have been found or reported since 1972, despite careful checking, by author J. C. Y. The latest published reference to Australian *Laomedia* is by Poore & Griffin (1979) who recorded additional specimens of *L. healyi* from intertidal mangroves in Western Port, Victoria, thus establishing a known geographic range for *L. healyi* in eastern and south-eastern Australia, from Cairns in northern Queensland to Western Port, Victoria. No specimens of *Laomedia* were reported in a recent general account of thalassinideans from north-western Australia (Morgan 1990), and there are no published records of *Laomedia* from the Northern Territory, Western Australia or South Australia.

In 1996, author N. N.-H. contacted J. C. Y. to discuss the status of *Laomedia* n.sp. (Barron River) and to establish its relationship to a species of *Laomedia* which she had under study from Vietnam. Though the undescribed specimen from Barron River was found by N. N.-H. to be very similar to her undescribed material from Vietnam, she was convinced that they represented two distinct species. Thus, N. N.-H. & J. C. Y. join to describe in this paper *Laomedia barronensis* n.sp. from northern Queensland, the third known living species of *Laomedia*, still unfortunately represented by only a single ovigerous female. This publication then clears the way for N. N.-H. to describe the fourth species of *Laomedia* in a later independant paper. It is included, as *Laomedia* sp. Vietnam, in table 1 and in the key to *Laomedia* species.

The material examined comes from the collections of the Australian Museum, Sydney (AM), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN), Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (RMNH), Senckenberg Museum, Frankfurt (SMF).

Measurements given (in mm) in the description are: carapace length (cl.) measured from the tip of the rostrum to the posterior border of the carapace; total length (tl.) from the tip of the rostrum to the posterior border of the telson.

Laomedia barronensis n.sp.
(Figs 1, 2)

Laomedia n.sp. Yaldwyn *et* Wear, 1972: 126, 130, 137.

MATERIAL EXAMINED. — **Australia.** Barron River, near Cairns, Queensland, from a *Sesarma* burrow systems in the muddy bank of a mangrove-lined stretch of the river, 16°55'S - 145°46'E, 25.XI.1963: holotype ovig. ♀, cl. 9.5 mm, tl. 29 mm (AM P. 18362); J. C. Yaldwyn coll.

OTHER MATERIAL EXAMINED. — **Australia.** Hen and Chicken Bay, Parramatta River, near Sydney, 27.IX.1935, *Laomedia healyi* Yaldwyn *et* Wear: paratype ♂, cl. 30 mm, tl. 85 mm (RMNH D 29868), Leg. M. E. Gray, Don Australian Museum P. 10725.
Japan. Tatara River, Fukuoka-ville (Kyushu North), 13.V.1961, *Laomedia astacina* de Haan: 1 ovig. ♀, cl. 21 mm, tl. 59 mm (MNHN-Th 432), K. Sakai coll. and leg. — Yoshino-gawa, Tokushima, 9.VIII.1991, K. Sakai coll., *Laomedia astacina* de Haan: 1 ♀, cl. 14.5 mm, tl. 39 mm (SMF 23135). — Estuary of the Tatara River, 12.V.1963, *Laomedia astacina* de Haan: 1 ♀, cl. 17 mm, tl. 45 mm, 1 ♂, cl. 15 mm, tl. 36 mm (RMNH D 20131), K. Sakai leg.

DIAGNOSIS

Rostrum triangular with approximately pointed tip and a pair of distal teeth, each lateral border with a single tooth, no postocular spine. Antennular and antennal peduncles subequal in length; antennal scale small, rounded. Pereopod 1 ischium and merus with spinules on lower margin, propodus slightly dilated distally

with spinules on upper margin and upper part of mesial surface; fixed finger and dactyl with large flattened teeth on proximal half of cutting edge and small rounded teeth distally; dactyl bearing lateral and mesial longitudinal upper crests. Telson slightly longer than broad, without

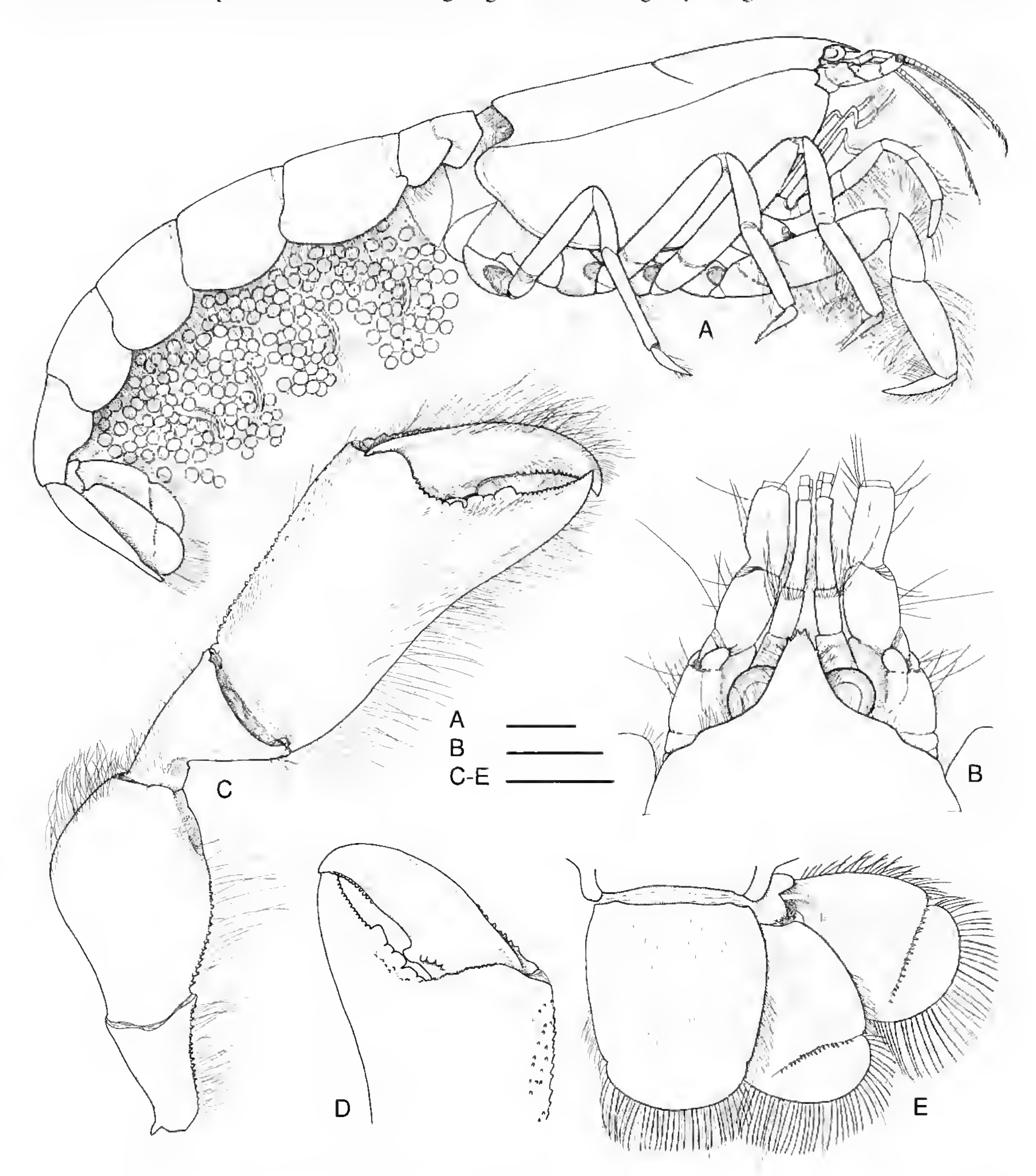


FIG 1. — *Laomedia barronensis* n.sp., holotype, ovig. ♀, tl. 29 mm. **A**, lateral view; **B**, anterior part of body, dorsal view; **C**, right pereopod 1, lateral view; **D**, distal part of same, mesial view; **E**, telson and uropods, dorsal view. Scale line: B, 1 mm; A, C-E, 2 mm.

median groove; lateral borders nearly parallel, with distal notch; posterior border convex, as wide at level of notch as at proximal margin.

DESCRIPTION

Carapace (Fig. 1A) rounded dorsally, *linea thalassinica* and cervical groove well defined; rostrum (Fig. 1B) triangular with pointed tip bearing a pair of distal teeth sitting side by side, each lateral border with a small tooth positioned unevenly on each side; no postocular spine. Abdominal somite 1 shortest, somites 2-6 subequal in length, with pleuron slightly produced posterolaterally. Telson (Fig. 1E) a little longer than wide, lateral borders weakly convex, approximately parallel, with a small notch near distal fourth, posterior border convex, proximal width subequal with width at notch level.
Eyes stalks (Fig. 1B) virtually absent, cornea now non pigmented (condition in life unknown). Antennular and antennal peduncles (Fig. 1B) subequal in length. Antennular peduncle with articles 1 and 3 subequal in length and about twice as long as article 2, outer flagellum longer than inner with distal aesthetascs. Antennal peduncle with L-shaped suture between articles 2 and 3 visible dorsally; articles 4 and 5 stout, approximately equal in length; both antennal flagella missing in holotype; antennal scale small, rounded, bearing a few short setae at tip.
All three maxillipeds (Fig. 1A) with long exopods consisting of peduncle and flagellum, the latter with slightly dilated distal half bearing setae. Maxilliped 3 with moderate, straight mesial toothed crest on ischium.
Pereopods 1 (Figs 1C, 2A) chelate, similar, subequal, left a little stouter, both with an upper proximal tooth on ischium, at articulation with basis; ischium less than half as long as merus bearing spinules on entire lower border, merus with spinules on proximal half of lower border only; carpus unarmed; propodus slightly dilated distally, with spinules and tubercles on dorsal border and upper part of mesial surface, an upper external convex extension at base of dactyl; cutting edge of fixed finger bearing a few small rounded teeth and four large flattened teeth on proximal half, small rounded teeth only on distal half; dactyl approximately 0.6 as long as propodus with curved tip, pointed teeth on proximal half of upper border accompanied on external and mesial surface by a pair of upper longitudinal crests (Fig. 1C, D), cutting edge with one (slender pereopod, Fig. 1D) or two (stouter pereopod, Fig. 2A) prominent flattened teeth on proximal half, and small rounded teeth on distal third. Pereopod 2 (Fig. 2B) unarmed, merus and propodus each about 3 times as long as wide, upper and lower border of propodus nearly straight and tapering slightly distally. Pereopods 3 and 4 (Fig. 2C, D) both unarmed, each dactyl slender with a few corneous spinules on proximal upper border, proximal half of lower border finely pectinate. Pereopod 5 (Fig. 2E) simple, dactyl unarmed.
Pleopod 1 (Fig. 2F) uniramous in female holotype, with basis and articulated distal part. Pleopods 2-5 similar with lanceolate endopod and exopod of about same length. Eggs numerous, small, 0.35-0.45 mm in diameter, a few with dark eye spots.
Uropod (Fig. 1E) basis with 2-3 spinules on lower border of inner lobe; both endopod and exopod slightly longer than wide, posterior border rounded, suture bearing numerous pointed spinules.

TYPE LOCALITY AND COLLECTION INFORMATION

The holotype was collected by J. C. Y. on 25 November 1963, on the southern bank of the Barron River just north of Cairns, about 2 km down the river from the main road bridge and about 2 km inland from the river mouth. The river has quite extensive tidal rise and fall at this site with mangroves growing along suitable low sections of the river bank. There were a series of *Sesarma* crabs burrows with openings, at least 2.5 cm in diameter, at the top of a steep clay and mud bank down to the river. Specimens of *Sesarma* species responsible for these burows are held in the Queensland Museum and in the Australian Museum.
The holotype of *L. barronensis* was collected by digging horizontally into the burrow system about 1.5 m down the river bank at low tide. It was a small, pale yellow ovigerous female with white chelae and orange-yellow eggs, found in a moist burrow but not in water. Also collected

from the cut open burrow systems were several smaller *Sesarma* specimens (Australian Museum collections). There is no doubt that the part of the burrow system in which the holotype of *L. barronensis* was found would have been submerged at high tide. On 27 November 1963, J. C. Y. again dug horizontally into the *Sesarma* burrow systems and caught a dark purplish-red specimen of *Laomedia healyi* (AM P. 18361, see Yaldwyn & Wear 1972: 131, 137) and a large specimen of *Alpheus euphrosyne euphrosyne* de Man, 1897 (see Banner & Banner 1982: 232). *Uca* and *Metopograpsus* crab specimens were taken from mangroves within a few meters of the bank described above.

Other collections from the *Sesarma* burrow systems at the same locality include an eleotrid fish, *Odonteleotris* sp. (AM IB. 6877) and specimens of *Alpheus e. euphrosyne*, taken by Bruce Campbell (30 August and 6 November 1963 respectively).

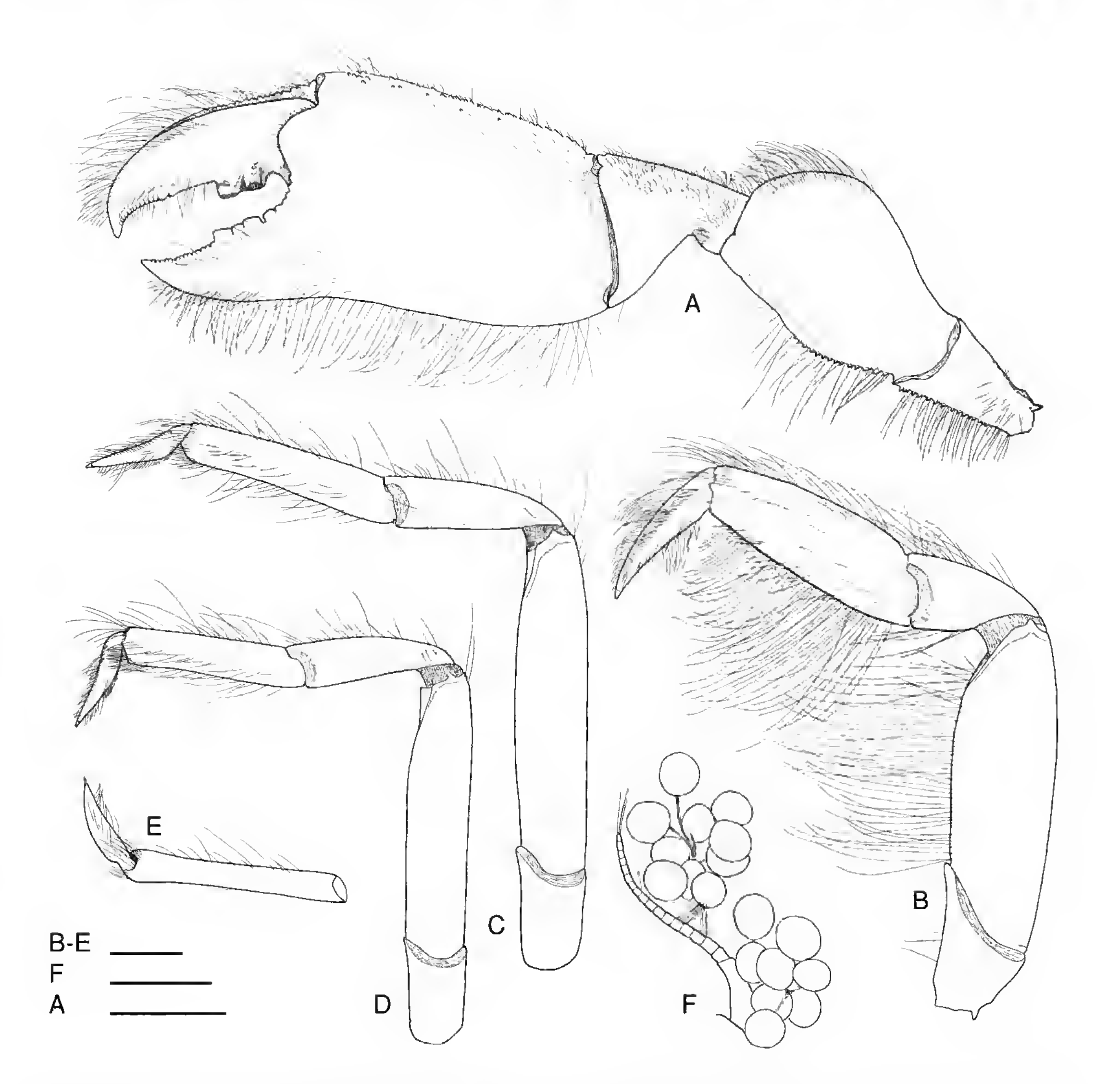


Fig. 2. — *Laomedia barronensis* n.sp., holotype, ovig. ♀, tl. 29 mm. **A**, **B**, **C**, **D**, left pereopod 1, 2, 3 and 4 respectively, lateral view; **E**, pereopod 5 propod and dactyl, lateral view; **F**, pleopod 1 bearing eggs. Scale line: B-F, 1 mm; A, 2 mm.

REMARKS

The holotype of *L. barronensis* has been compared to specimens of *L. astacina* from Japan, a paratype of *L. healyi* from Australia and the type specimens of *Laomedia* sp. from Vietnam. Details in this comparison are listed in table 1, partly adapted from Yaldwyn & Wear (1972). The new taxon can readily be separated from *Laomedia astacina* and *L. healyi* by having one small tooth on both lateral borders of the rostrum, no postocular spine, no spine on anterolateral margin of carapace ventral to *linea thalassinica*, and antennular and antennal peduncles of about the same length. It is most closely related to *Laomedia* sp. from Vietnam. Distinguishing characters between the two will be given with the description of the latter species.

TABLE 1. — Main differences between *L. barronensis*, *L.* sp. Vietnam, *L. astacina* and *L. healyi*

Characters	*L. barronensis*	*L.* sp. VN	*L. astacina*	*L. healyi*
Rostrum	bluntly rounded	triangular	triangular	bluntly rounded
distal teeth	1 pair	single	1 pair	single
lateral teeth	1	absent	5-7	3-6
Postocular spine	absent	absent	present	present
Spine below *lin. thalassinica*	absent	absent	absent	present
Peduncle a1/ped. a2	approximately same length	approximately same length	shorter	shorter
Antennal scale	small, rounded	elongated	elongated	elongated
Pereopod 1				
upper carpus spines	absent	absent	present	absent
upp. propod border with	spinules	spinules	spines	denticles
ext. groove on dactylus	absent	absent	long	short
Pereopod 2 propod				
approx. length/width	2.8	2.5	2	2
lower border	straight	straight	convex	convex
Telson median groove	absent	faint	absent	present
lateral spinules	absent	absent	absent	present

KEY TO THE KNOWN LIVING SPECIES OF *Laomedia*

(This key does not include the fossil species *L. praeastacina* Karasawa, 1989 from the Japanese Miocene)

1. Antennular peduncle shorter than antennal peduncle, one postocular spine 3

— Antennular peduncle about as long as antennal peduncle, no postocular spine, no spine below *linea thalassinica* 2

2. Rostrum with two distal, one lateral tooth .... *L. barronensis*

— Rostrum with one distal tooth, lateral teeth absent .... *Laomedia* sp. Vietnam

3. Rostrum triangular, two distal, 5-7 lateral teeth, no spine below *linea thalassinica*; no lateral spinules, no median groove on telson .... *L. astacina*

— Rostrum bluntly rounded anteriorly, one distal, 3-6 lateral teeth, one spine below *linea thalassinica*; telson with both lateral spinules and median groove .... *L. healyi*

CORRECTION

Yaldwyn & Wear (1972: 137, 138, figs 13-20) described what they understood to be the first zoea larvae of *Laomedia astacina*, sent to them by Dr. K. Sakai from Japan, but suggested (1972: 140) that these larvae appeared to be closer to the first stage zoea of a member of the family Upogebiidae than to the known first stage zoea of the other laomediid genera *Jaxea* and *Naushonia*. Fukuda (1982) has now described the true first five zoeal stages of *Laomedia astacina* and pointed out (1982: 19) that Yaldwyn & Wear's supposed first stage zoea provided by Sakai "displays the characters of *Upogebia*". Present author J. C. Y. and R. G. Wear now recognise that their Japanese zoea, sent without confirming adult parent, must indeed be from a species of upogebiid inadvertently sent from Japan, incorrectly labelled as *L. astacina*.

Acknowledgements

We wish to thank Bruce Campbell of the Queensland Museum for information leading J. C. Y. to find and collect at the Barron River *Sesarma* burrow locality in 1963; Dr. Robert G. Wear of Victoria University of Wellington, New Zealand, for advice and help with the original study of *Laomedia healyi* and the sympatric *Laomedia* n.sp from the Barron River; Dr. Penny Berents, Collection Manager (Marine Invertebrates), Australian Museum, and Dr. Peter Davie, Curator of Crustacea, Queensland Museum, for facilitating a search for additional specimens of the new Barron River *Laomedia* in the above Museums' collections (1992 and 1995); Dr. Des J. G. Griffin, Director of the Australian Museum, for allowing this new *Laomedia* from the Australian Museum to be published in *Zoosystema*, and especially Lee Ratapu of the Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa for typing a draft of this manuscript and keeping the two co-authors in touch by e.mail.

We also thank Dr. C. H. J. M. Fransen (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden), Dr. M. Türkay (Senckenberg Museum, Frankfurt) for the loan of some material studied and Dr. Gary C. B. Poore for his comments on the manuscript.

REFERENCES

Banner D. M. & Banner A. H. 1982. — The alpheid shrimp of Australia. Part III: the remaining alpheids, principally the genus *Alpheus*, and the family Ogyrididae. *Records Australian Museum* 34 (1): 1-357.

Fukuda Y. 1982. — Zoeal stages of the Burrowing Mud Shrimp *Laomedia astacina* De Haan (Decapoda: Thalassinidea: Laomediidae) reared in the Laboratory. *Proceedings Japanese Society Systematic Zoology* 24: 19-31.

Karasawa H. 1989. — Decapod crustaceans from the Miocene Mizunami Group, Central Japan. Part I. Superfamily Thalassinoidea, Leucosioidea and Grapsidoidea. *Bulletin Mizunami Fossil Museum* 16: 1-28.

Kim Hoon Soo 1973. — *Illustrated Encyclopedia of Fauna and Flora of Korea*. Volume 14. Anomura Brachyura. Samhwa Publishing Company Ltd., 694 p.

Morgan G. J. 1990. — A collection of Thalassinidea, Anomura and Brachyura (Crustacea: Decapoda) from the Kimberley Region of northwestern Australia. *Zoologische Verhandelingen* 265: 1-90.

Poore G. C. B. & Griffin D. J. G. 1979. — The Thalassinidea (Crustacea: Decapoda) of Australia. *Records Australian Museum* 32 (6): 217-321.

Sakai K. 1962. — Systematic studies on Thalassinidea. I. *Laomedia astacina* De Haan. *Publications Seto Marine Biological Laboratory* 10 (1): 27-34.

Yaldwyn J. C. & Wear R. G. 1970. — Preliminary Description of a New Burrowing Mud-shrimp from Eastern Australia (Crustacea, Macrura Reptantia, Laomediidae). *Australian Zoologist* 15 (3): 384-385.

— 1972. — The Eastern Australian, burrowing mud-shrimp *Laomedia healyi* (Crustacea, Macrura Reptantia, Laomediidae) with notes on larvae of the genus *Laomedia*. *Australian Zoologist* 17 (2): 126-141.

Submitted for publication on 20 January 1997; accepted on 27 February 1997.

A review of the thalassinidean families Callianideidae Kossmann, Micheleidae Sakai, and Thomassiniidae de Saint Laurent (Crustacea, Decapoda) with descriptions of fifteen new species

Gary C. B. POORE
Department of Natural Sciences, Museum of Victoria,
71 Victoria Crescent, Abbotsford, Victoria 3067 (Australia)

ABSTRACT
Three thalassinidean families with setalrows and with a seta on the scaphogna-thite of maxilla 2 are defined and reviewed: Callianideidae (with pleopodal filaments, without posterolateral lobes on the carapace, without anterolateral lobes on abdominal somite 1, with short or no linea thalassinica); Micheleidae (without pleopodal filaments but with pleopodal lamellae in one genus, with posterolateral lobes on the carapace, with anterolateral lobes on abdominal somite 1, without linea thalassinica); and Thomassiniidae (without pleopodal filaments, without posterolateral lobes on the carapace, without anterolateral lobes on abdominal somite 1, with well developed linea thalassinica). All the genera are diagnosed and keys are presented. Of the thirty-five species described and listed, fifteen are new: *Marcusiaxius wamsoi, Meticonaxius noumea, M. spicatus, Michelea abranchiata, M. devaneyi, M. hortus, M. microphylla, M. novaecaledoniae, M. paraleura* and *Tethisea mindoro* (Micheleidae); *Crosniera corindon, C. panie, Mictaxius arno, T. moorea* (Thomassiniidae). All others are redescribed when necessary, one in a new combination: *Marcusiaxius minutus* (Coelho).

KEY WORDS
Crustacea,
Thalassinidea,
Callianideidae,
Micheleidae,
Thomassiniidae,
systematics,
new species.

RÉSUMÉ
Trois familles de Thalassinides munis de rangées de soies, et dont le scaphognathite de la deuxième maxille est muni d'une soie, sont définies et revues : Callianideidae (pléopodes avec filaments, carapace sans lobes postérolatéraux ; premier somite abdominal sans lobes antérolatéraux, linea thalassinica courte ou absente) ; Micheleidae (sans filaments aux pléopodes mais lamelles pléopodales présentes dans un genre, carapace avec lobes postérolatéraux, premier somite abdominal avec lobes antérolatéraux ; linea thalassinica absente) ; et Thomassiniidae (sans filaments aux pléopodes, sans lobes postérolatéraux à la carapace, sans lobes antérolatéraux au premier somite abdominal, linea thalassinica bien développée). Les diagnoses des genres et des clés sont présentées.

MOTS CLÉS
crustacés,
Thalassinidea,
Callianideidae,
Micheleidae,
Thomassiniidae,
systématique,
nouvelles espèces.

INTRODUCTION

The Infraorder Thalassinidea is a group of families of reptant decapods, long recognised, but for which a satisfactory diagnosis has only recently been given (Poore 1994). All have a long abdomen, the basis and ischium of pereopods 1-5 fused, pereopod 1 chelate (rarely subchelate) and with articulation between the carpus and propodus slight, pereopod 2 chelate or simple, pereopod 3 simple, and pereopods 4 and 5 chelate or subchelate.The only character state which all species share and which may be the synapomorphy of the infraorder is the possession of a dense row of evenly-spaced long setae along the lower margin of pereopod 2. The seventy-three genera were placed in eleven families and three superfamilies by Poore (1994) and a phylogeny relating them was proposed. The most commonly seen and most easily recognised families are Callianassidae (ghost shrimps), Upogebiidae (sponge shrimps) and Axiidae.

Seven genera, which are not readily placed in these families and which share characters with Axiidae or Callianassidae, are of special interest here. All have setal-rows (rows of short plumose setae in pits on the cephalothorax, abdomen and pereopods) and a long seta on the end of the posterior lobe of the scaphognathite of maxilla 2. They have complex taxonomic histories, recently thought to be closely related (*e.g.* Kensley & Heard 1991), until Poore's (1994) hypothesis showed that this is not so and that they belong to three families in two superfamilies.

Callianidea H. Milne Edwards, 1837 has long been placed in its own group. Milne Edwards (1837) created the Tribe Cryptobranchiata for the only species then known, *C. typa*, on the basis of the unique possession of gill-like structures on the pleopods. Instead, for the same species, Dana (1852a, b) used the name Anomobranchiata. Kossmann (1880) was the first to give the species its own family, Callianideidae, but this was not followed by Borradaile (1903) in his indispensable review of the Thalassinidea: he placed the species in the large subfamily Callianassinae (equivalent to the modern Callianassidae and Ctenochelidae). Some apparently similar species, of which the first discovered was *C. leura* Poore *et* Griffin, 1979, differ substantially from *C. typa*. These species also possess fringes of lamellae around the pleopods but of a shape and number very different from those seen in the original species. The homology of these structures with those in *C. typa* was not questioned when these species were described as species of *Callianidea*. Kensley & Heard (1991) placed these species in their new callianideid genus *Michelea* and erected another new genus *Mictaxius* for a very different shrimp, also in Callianideidae. Poore (1994) confined Callianideidae to its type genus, confirmed Sakai's (1992) family Micheleidae for *Michelea*, and placed *Mictaxius* in Thomassiniidae.

Meticonaxius de Man, 1905 was erected for *Meticonaxius monodon* and placed in the Axiidae where it was thought to belong by several authors (de Man 1925; Barnard 1950; Balss 1957). Alternatively, the genus has been aligned with the Callianassidae (see Bouvier 1925). De Man (1928) followed Bouvier without further explanation and included both *Meticonaxius* and *Callianidea* in Callianassidae. Both genera were placed in Callianideidae by Coelho & Ramos-Porto (1987). *Metaxius* Bouvier, 1905 is an undisputed junior synonym of *Meticonaxius* (see de Man 1925).

Marcusiaxius Rodrigues *et* Carvalho, 1972, also originally described as an axiid, has been placed in synonymy with *Meticonaxius* by Coelho & Ramos-Porto (1987) but its differences were confirmed by Kensley & Heard (1991). The two genera are quite different from axiids, their cephalothorax being much more laterally compressed and being more soft-bodied. They belong to Micheleidae (see Poore 1994).

Thomassinia de Saint Laurent, 1979 was provisionally described in the Callianassidae because of its general habitus and the possession of a linea thalassinica and distinct cervical groove. It was separated into its own subfamily within the Callianassidae, largely because of the possession of epipods on pereopods 1-4 and a long seta on the maxilla 2 scaphognathite. *Callianassa minima* Rathbun was included in the Thomassiniinae, without being placed in an alternative genus, by de Saint Laurent & Le Loeuff (1979) and a new genus, *Crosniera*, was erected for it by

Kensley & Heard (1991). The family Thomassiniidae was recognised by Manning & Felder (1991) and Poore (1994).

While describing new species and investigating these taxa, work started before the publication of Kensley & Heard's (1991) and Sakai's (1992) papers, it became clear that it was improbable that the seven genera belonged to a monophyletic taxon. An hypothesis relating the three families, Callianideidae, Micheleidae and Thomassiniidae to each other and other thalassinidean taxa has been published (Poore 1994). Here all their species are listed, fifteen new species are described, some others are redescribed, and some enigmatic but poorly preserved specimens are noted.

Many of the most interesting specimens are small, less than 20 mm long, unique, and in poor condition. Limbs are frequently detached and the articulation between pleon and carapace is often tenuous. Few can be figured as whole animals and such illustrations appearing in this paper must be assumed to be typical of their genera. Many specimens have been stained with Chlorazol Black E or Benzonil Blue to show the distribution of setae and sculpture; limbs and mouthparts of type specimens have been cleared in a lactic acid/glycerol mixture and stained. This technique has proved very successful in revealing morphological features otherwise impossible to see. Most drawings have been done using a stereomicroscope but a compound microscope was used for some of the smaller species.

Thalassinideans, like many other decapods, are setose animals; the distribution of the major setal groups is similar across wide taxonomic groupings. I have attempted to show the patterns of setation for typical species from most of the genera. In other species only the general shape of limbs has been illustrated as an identificatory aid. On some limbs typical setae are figured and the extent of the patches of setae is shown by dotting. "Setal-rows" are always shown even if other setae are not. Scale bars on figures refer to habitus or cephalothorax drawings only and are 1 mm.

It has been necessary to define terms to describe novel features of this group and to clearly differentiate others.

"Setal-rows" (a term introduced and figured by Kensley & Heard 1991, figs 1, 2) are characteristic of numerous thalassinidean genera. They are plumose setae, evenly and well spaced, set in a single line of between two and thirty, and seemingly in obvious pits (which are apparent even if the setae have been knocked off). Sometimes each seta of a setal-row is accompanied by a finer minute basal seta. Setal-rows are found only anterolaterally on the cephalothorax, laterally on each abdominal somite, and on the lateral surface of propodi of pereopods 2-4. They are not to be confused with rows or patches of setae found along the margins of limbs or dorsally on the cephalothorax and abdomen. Such setae are usually simple and, even if arranged in linear patches, are usually closely placed and never in a single row. The number and distribution of setal-rows are usually consistent within genera.

I distinguish between a "spine", a sharp cuticular projection found on the merus of pereopod 1 and maxilliped 3 of some of the species described in this paper, and a "spiniform seta". A spiniform seta is a thick seta homologous to other fine articulating tapering crustacean setae. Setae vary throughout the thalassinideans and grade from very fine and tapering to structures about as broad as long. The term "spiniform setae" is used only for thick setae on the pereopods and uropods. Their distribution is taxonomically significant.

Description of the orientation of the limbs has not been consistent in the past. I follow de Man (1925) and use "upper" to describe the extensor (or anatomically anterior) margin and "lower" for the flexor (or posterior) margin. These terms reflect the position of the limbs in life rather than their attitude in the ventrally directed position. "Mesial" and "lateral" are derived as a consequence of this and in most cases truly describe the position of the faces of the limb relative to the body of the animal.

Lengths of specimens are given as carapace length (cl.) and total length (tl.).

Material for this study has been accumulated over several years from museum collections and French expeditions. Most is from the Indo-West Pacific region but some from the Caribbean Sea

is included where it adds information about variation within genera.

It has been deposited in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN); Zoological Museum, Amsterdam (ZMA); Zoological Museum, Leiden (ZML); Zoological Museum, Berlin (ZMB); Museum of Victoria, Melbourne (NMV); Australian Museum, Sydney (AM); National Museum of Narural History, Washington (USNM); Museum of Comparative Zoology, Harvard (MCZ); American Museum of Natural History, New York (AMNH); Los Angeles County Museum, Los Angeles (LACM) incorporating collections of the Allan Hancock Foundation (AHF); Museu de Zoología, Universidade de São Paulo (MZUSP), and South African Museum, Cape Town (SAM).

Family Callianideidae Kossmann, 1880

Callianideidae Kossmann, 1880: 80. – Gurney 1938: 343. – de Saint Laurent 1979: 1395. – Kensley & Heard 1991: 497, 498. – Sakai 1992: 9, 10. – Poore 1994: 103.

Callianideinae de Man, 1928: 30 (synonym and homonym). – de Saint Laurent 1973: 515. – Sakai 1992: 10, 11.

Callianideinae Melin, 1939: 4 (synonym and homonym).

Type genus. — *Callianidea* Milne Edwards, 1837.

Diagnosis

Soft-bodied burrowing thalassinidean shrimps. Rostrum very short and broad. Linea thalassinica very short, lateral to eyestalk, or absent. Cephalothorax laterally compressed, ending posteriorly as an obsolete median convexity, not separate from posterolateral margins of carapace; no thickening of posterolateral carapace margins. Without anterolateral lobes on abdominal somite 1 but mid-dorsal region articulating with midposterior margin of carapace. Thoracomere 7 sternite visible between coxae only as a narrow ridge; coxa of pereopod 4 flattened, immobile and without condyle on sternite 7. Abdominal somite 1 two-thirds length of somite 2 and with pleuron triangular but not produced. Abdominal somite 2 pleuron not overlapping pleuron 1. Cephalothorax, rostrum, pleon, telson and all limbs without armature. Anterior cephalothorax and abdominal somites 1 and 6 with weak lateral setal-rows; lateral surfaces of propodi of pereopods 2-4 with similar setal-rows. Antenna 1 peduncle articles subequal. Antenna 2 with scaphocerite minute, articulating. Mandibular incisor toothed posteriorly only, symmetrical. Maxilla 2 scaphognathite with one long seta extending into branchial chamber. Maxilliped 3 pediform, carpus longer than propodus, merus without distal spine, propodus never flattened. Pereopods 1 unequal, larger cheliped merus ovate, with convex lower margin, propodus proximal part longer than wide, fingers complexly toothed, much shorter than proximal part of propodus. Pereopod 2 chelate, pereopods 2-4 with flattened propodi (of 3 as long as wide). Pereopods 3 and 4 propodi bearing single distal spiniform seta on lower margin. Epipods on thoracomeres 2-7; podobranchs rudimentary or absent; two arthrobranchs on each of thoracomeres 3-7; pleurobranchs absent. Male pleopod 1 without appendix interna. Male pleopod 2 without appendix masculina. Pleopod 2 not modified, similar to pleopods 3-5; all with foliaceous rami fringed with simple or bifurcating filaments; rudimentary appendix interna. Uropodal exopod without suture, endopod ovate.

Composition

Callianidea Milne Edwards, 1837.

Remarks

The family is only confined in this paper to only the type genus, all others included by Kensley & Heard (1991) and Sakai (1992) removed to the other two families treated herein or, in the case of *Paracallianidea*, treated as a synonym. Its members are similar in general habitus (elongate shape, flattened eyestalks) to members of the Callianassidae but are best distinguished by the presence of simple or bifurcating marginal filaments on pleopods 2-5 (not to be confused with the lamellae on some species of the micheleid *Michelea*). There is a short, anteriorly situated linea thalassinica in only one species.

Sakai (1992) recognised four callianideid subfamilies: Callianideinae (used in the sense of the family

here); Micheleinae and Thomassiniinae (treated as separate families here); and Meticonaxiinae (treated as a junior synonym of Micheleinae here). His taxonomic arrangement assumes the monophyly of the Callianideidae *s.l.*, and he presented a tree illustrating the relationships of the subfamilies, almost identical to that of Kensley & Heard (1991). The three families are not sister taxa and are independantly derived from different clades of the Thalassinidea (Poore 1994).

Genus *Callianidea* Milne Edwards, 1837

Isea Guérin-Méneville, 1832: 295 (type species by monotypy *Isea elongata* Guérin-Méneville, 1832) (name suppressed by ICZN 1989: 61).

Callianidea Milne Edwards, 1837: 319. – Boas 1880: 108, 110. – Bate 1888: 10. – Rathbun 1901: 94. – Borradaile 1903: 548. – Gurney 1938: 301, 342. – Melin 1939: 4. – Balss 1957: 1582. – de Saint Laurent 1973: 515. – Le Loeuff & Intès 1974: 23. – Sakai & Holthuis 1987: 93. – ICZN 1989: 61. – Kensley & Heard 1991: 498.

Callianisea Milne Edwards, 1837: 321 (replacement name for *Isea* Guérin).

Callisea Dana, 1852a: 11; 1852b: 510 (replacement name for *Isea* Guérin).

Calliactites Borradaile, 1903: 545 (type species by original designation *Callianassa secura* Lanchester, 1902).

Paracallianidea Sakai, 1992: 17 (type species by original designation and monotypy *Callianidea laevicauda* Gill, 1859).

TYPE SPECIES. — By monotypy: *Callianidea typa* Milne Edwards, 1837 (confirmed by ICZN 1989: 61, 62).

DIAGNOSIS

With the characters of the family.

OTHER DISTINGUISHING FEATURES

Abdominal somite 1 with separate anterior median boss articulating with posterior margin of carapace. Smaller pereopod 1 narrow.

COMPOSITION

C. laevicauda Gill, 1859; *C. typa* Milne Edwards, 1837. Other available names are currently considered junior synonyms of *C. typa*: *C. mucronata* Kossman, 1880; *C. planocula* Melin, 1939; *C. secura* (Lanchester, 1901).

REMARKS

Generally, only two species, *C. typa*, widespread throughout the Indo-West Pacific, and *C. laevicauda*, confined to the Caribbean region and Galapagos Islands, have been recognised and the other specific names are considered as junior synonyms of *C. typa*. This last species is very variable and, in the absence of an examination of type specimens of other nominal species and a thorough review of material from a wide geographic range, the status of the available names is uncertain. A single individual of what could probably be another species is briefly diagnosed here as *Callianidea* sp.

Sakai (1992) erected a separate genus, *Paracallianidea*, for *C. laevicauda*. The general habitus of this species is very similar to that of the other species and the differences of the pleopods 1 and 2, the male appendix interna on pleopod 2, and the pleopodal filaments are not adequate to justify a second genus for a single species.

Callianidea typa Milne Edwards, 1837
(Figs 1-3, 4A, B)

Callianidea typa Milne Edwards, 1837: 320, pl. 20 figs 8-14. – Borradaile 1898: 1015. – De Man 1902: 751; 1928: 21, 31. – Borradaile 1904: 752. – Nobili 1906: 113. – Pesta 1913: 678. – Balss 1914: 90. – Edmondson 1944: 38. – Miyake 1956: 90. – Sakai & Holthuis 1987: 93. – ICZN 1989: 61 (decision to place *typa* on the Official list of Specific Names in Zoology with the endorsement that it would be given precedence over *elongata* Guérin-Méneville). – Sakai 1992: 12-17, figs 3-5. – Dworschak 1992: 218, fig. 17. – Poupin 1994: 7, fig. 3, colour pl. 1b.

TYPE MATERIAL. — **New Ireland.** Eastern Papua New Guinea, coll. Quoy and Gaimard, holotype, MNHN Th-495 (♀, cl. 14 mm, tl. 55 mm).

OTHER MATERIAL. — **Indian Ocean.** Djibouti, MNHN Th-1303, ♂, cl. 11.8 mm, tl. 42 mm (figured specimen); 1891, MNHN Th-498 (♀ and ♂). — Obock, Dr. Jousseaume, 1897, MNHN Th-137 (1 specimen); 11.III.1933, MNHN Th-741 (7 specimens from tl. 23 mm). — Iles Mutha, à l'intérieur des cavités des polypiers, Mis[sion] Ch. Gravier, 24.I.1904, MNHN Th-138 (2 specimens). — Iles Muscha (probably Muskah Island, Red Sea, Saudi Arabia), 22.III.1933, MNHN Th-742 (1 specimen).

— Nosy Bé, Madagascar, sand-stone, intertidal, A. Crosnier, MNHN Th-186 (1 specimen); MNHN Th-187 (4 specimens). — Ile Juan de Nova, W Madagascar, MNHN Th-444 (1 specimen). — Pointe Lokobe, under rock, A. G. Humes, 3.VIII.1960, MNHN Th-188 (1 specimen). — Tanzania (Zanzibar), February 1971, MNHN Th-695 (♀, tl. 50 mm). — Moroni, Grand Comoro Island, R. V. *Anton Bruun* cruise 9, MNHN Th-696 (1 specimen). — Aldabra, MNHN Th-442 (1 specimen).

Philippines. Padada Beach, Gulf of Davao, 14-19.III.1936, G. R. Desch, AMNH 46705 (♀, tl. 19 mm). — Philippines, 14.XI.1937, AMNH 9381 (3 specimens); 7.XI.1937, AMNH 9382 (1 cheliped); 5.IV.1936, AMNH 9384 (1 specimen).

French Polynesia. Tuamotu, Taiaro, J. Poupin, February 1994, MNHN (2 ♂♂).

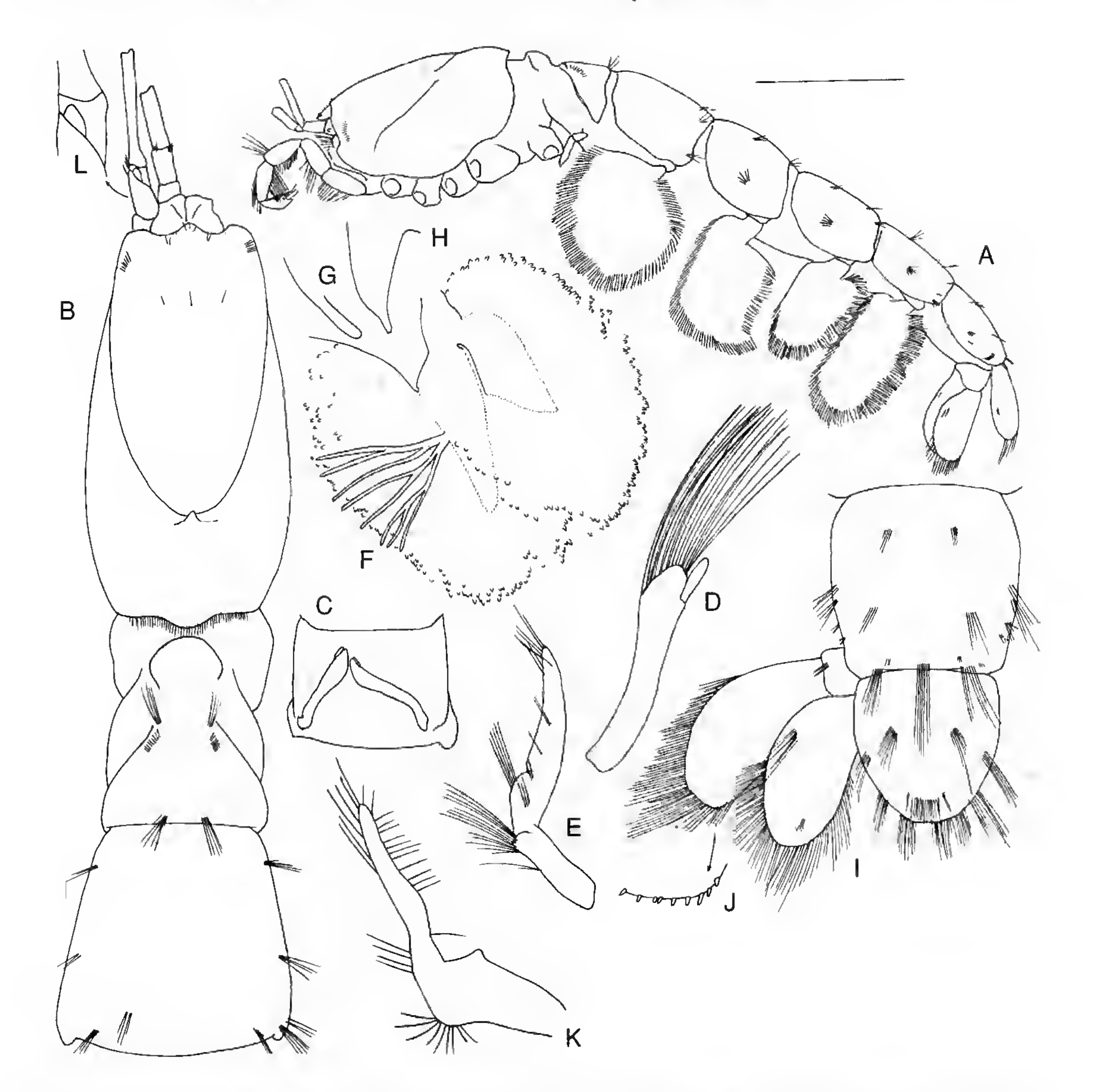


FIG. 1. — *Callianidea typa* Milne Edwards. **A**, habitus; **B**, cephalothorax, abdominal somites 1 and 2; **C**, ♂ ventral view of abdominal somite 1 with pleopods 1; **D**, ♂ pleopod 1; **E**, ♀ pleopod 1; **F**, pleopod 2; **G**, appendix interna; **H**, ♀ appendix interna; **I**, abdominal somite 6, telson and uropod; **J**, spiniform setae on margin of exopod; **K**, epipod of pereopod 1; **L**, antenna 2 with scaphocerite. Figures E, H, from MNHN Th-498; others from MNHN Th-1303.

DISTRIBUTION. — Indo-West Pacific: Japan, Taiwan, Philippines, Mariana Islands, Wake Island, Tahiti, Tuamotu, Samoa, Papua New Guinea, Indonesia, Maldive Islands, Comoro Islands, Gulf of Aden, Red Sea, Aldabra, Madagascar, Tanzania; most records intertidal or from shallow water.

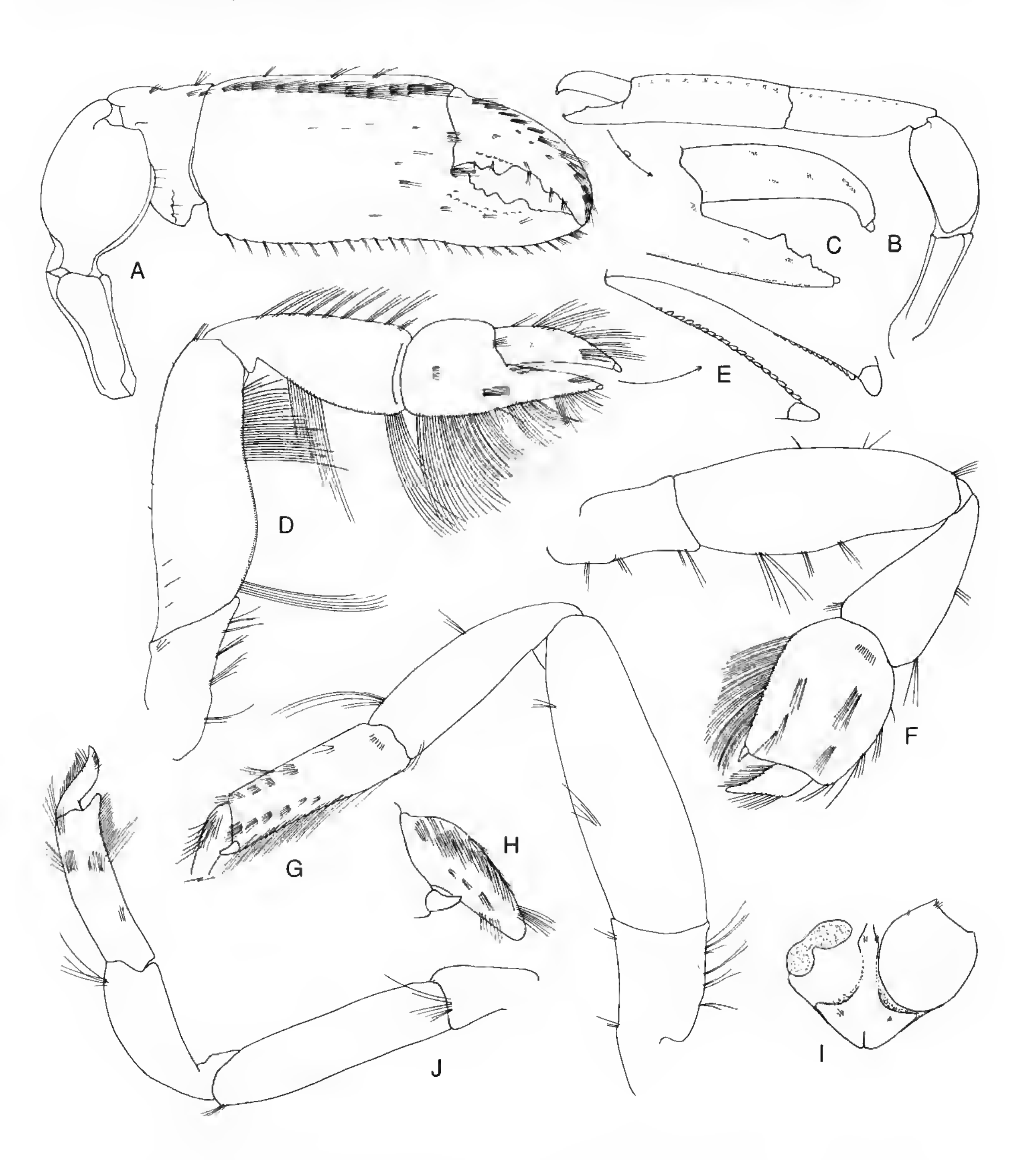


FIG. 2. — *Callianidea typa* Milne Edwards. **A,** left larger cheliped; **B**, right smaller cheliped and **C**, details of fingers; **D**, right pereopod 2 and **E**, details of cutting edges; **F**, right pereopod 3; **G**, left pereopod 4; **H**, dactylus of right pereopod 4; **I**, coxa and sternum of pereopod 4; **J**, right pereopod 5. All figures from MNHN Th-1303.

DESCRIPTION

Cephalothorax 0.22 total length, about as deep as wide; rostrum flat, very short and broad, less than third as long as eyestalks; cervical groove weakly defined, reaching 0.7 length of cephalothorax; dorsoposterior margin produced to rounded lobe, continuous with posterolateral margins which are setose; submarginal vertical setal-row of seven setae at base of antennae.

Abdominal somite 1 little narrower than greatest width of second, with mid-dorsal boss, without anterolateral lobes; pleuron weakly rounded; dorsolateral setal-rows of nine setae. Abdominal somite 2 as long as first, pleuron not overlapping first somite; without transverse setal-row. Abdominal somite 6 with transverse setal-row of about six setae each side. All abdominal somites with weak groups of long setae dorsally.

Eyestalks flattened, anterolateral corners rectangular; cornea distolateral.

Antenna 1 with short article 1, just longer than eyestalks; article 2 shorter than 3; flagella of about thirty and forty articles, longer than peduncle. Antenna 2 with small articulating article, about third length of article 2; article 4 reaching well beyond article 1 of antenna 1; article 5 short; flagellum almost twice as long as peduncle.

Mandible incisor process with unevenly toothed cutting edge. Maxilla 2 endopod tapering; scaphognathite with one long posteriorly-directed seta. Maxilliped 1 with endopod 0.8 length of basal endite, exopod longer than endite, distal epipod lobe tapering, proximal lobe of similar length, apically rounded. Maxilliped 2 exopod as long as merus; epipod well-developed. Maxilliped 3 ischium with crista dentata of about twenty-six blunt teeth; merus without mesial tooth; ischium-merus with dense mesial rows of long setae; carpus-dactylus longer than ischium-merus, widest point of carpus 0.4 carpal length; exopod with flagellum reaching to middle of ischium; epipod narrow.

Chelipeds unequal. Larger cheliped basis-ischium unarmed; merus with convex lower and upper margins; carpus with transverse row of blunt teeth mesiodistally; propodus tapering, with obsolete teeth on lower margin; fixed finger 0.3 length of propodus, its cutting edge irregularly toothed on proximal half, with submarginal row of denticles on mesial face; dactylus cutting edge irregularly toothed, curved distally, equal to fixed finger. Smaller cheliped ischium and carpus unarmed, each article narrow, carpus much longer than in larger cheliped; propodus elongate; fixed finger 0.3 total length, with two distal teeth; dactylus longer than fixed finger.

Pereopod 2 merus to propodus with lower marginal rows of long setae; carpus 0.6 length of merus; propodus as long as carpus, with setal-row of nine short setae; fixed finger cutting edge with eighteen evenly-spaced spiniform setae, one apical; dactylus slightly longer than fixed finger, with fifteen spiniform setae on distal half of cutting edge, one apical.

Pereopod 3 propodus about three-quarters as long as wide, with spiniform seta on distal corner of lower margin, with a transverse setal-row of nine setae; dactylus subchelate.

Pereopod 4 coxa disc-like, gliding under sternite 7, attached to broad sternite only by dorsomedial muscles, without condyles; propodus 3 times as long as wide, one spiniform seta on distal corner of lower margin; with a proximal transverse setal-row of seven setae.

Pereopod 5 weakly chelate, dactylus twice as long as fixed finger.

Pleopod 1 of male: first article with dense long mesiodistal setae, and small distolateral digitiform second article without hooks. Pleopod 1 of female 2-articled, geniculate. Pleopod 2 rami with numerous marginal bifurcating filaments; appendix interna a minute triangular angle in female, a simple minute process in male; appendix masculina lacking. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2.

Uropodal endopod ovate, twice as long as wide; exopod ovate, inner margin straighter, twice as long as wide, with marginal short spiniform setae distally. Telson just longer than wide, proximally parallel-sided, distally rounded.

Branchial formula:

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	1	1	1	1	1	1	1	-
Podobranch	-	-	-	-	-	-	-	-
Pleurobranch	-	-	-	-	-	-	-	-
Arthrobranch	-	2	2	2	2	2	2	-

Remarks

Callianidea typa is the better known of the two callianideids. Although some characters varied between populations, *e.g.* proportions of some limbs, dentition, none was consistent enough to warrant recognition of separate species. This was especially the case for an individual from Tanzania which is notable for the more elongate

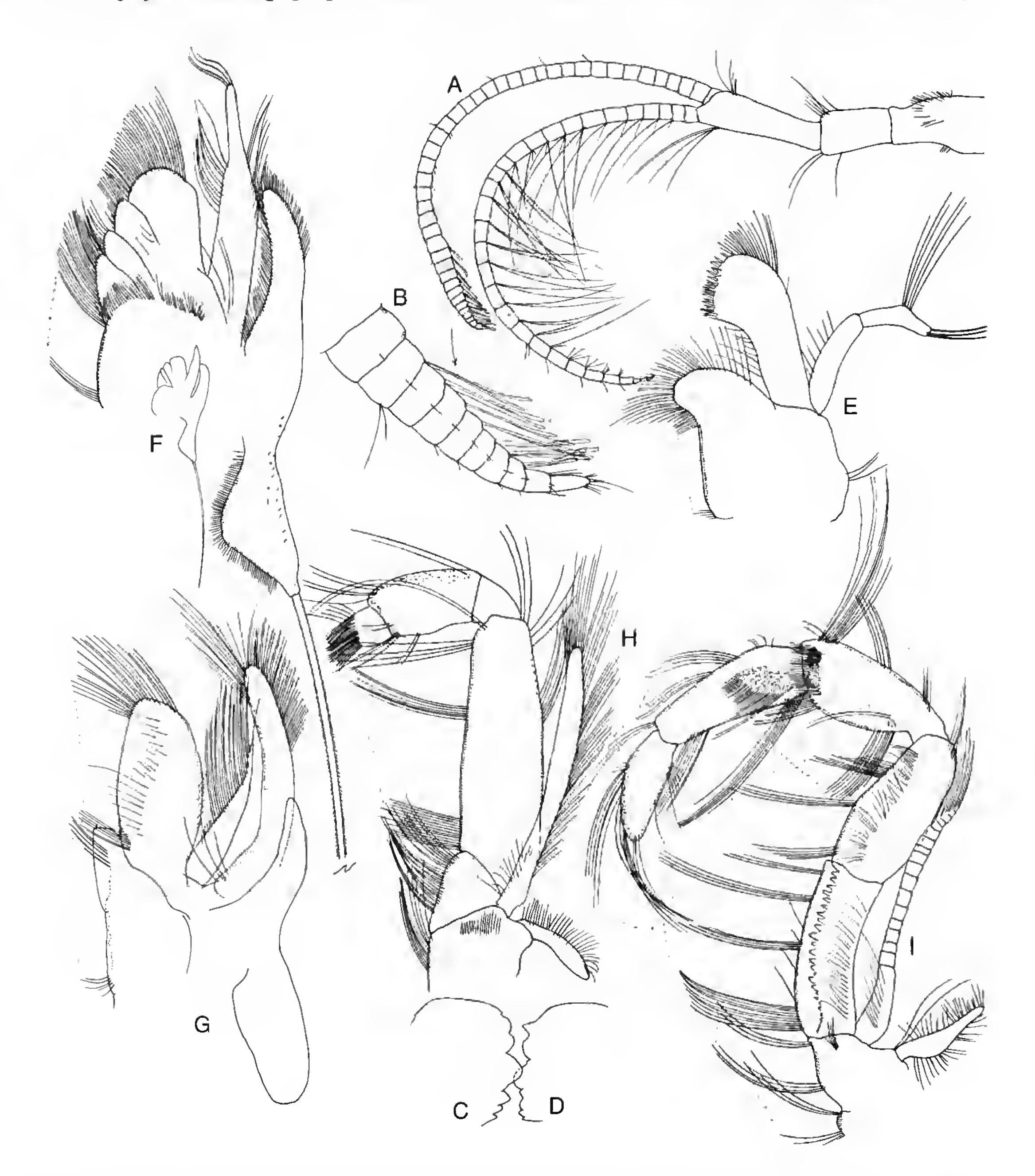


Fig. 3. — *Callianidea typa* Milne Edwards. **A**, antenna 1 and **B**, details of tip of flagellum; **C**, **D**, right and left mandibular incisors; **E**, maxilla 1; **F**, maxilla 2; **G**, maxilliped 1; **H**, maxilliped 2; **I**, maxilliped 3. All figures from MNHN Th-1303.

chelipedal fingers and the narrower telson and uropods (Fig. 4A). A new species cannot be justified for it on the basis of one individual.
Markham (1995) described the new bopyrid isopod parasite *Ione taiwanensis* from *C. typa* in Taiwan.

Callianidea laevicauda Gill, 1859
(Fig. 4C)

Callianidea laevicauda Gill, 1859: 167. – Rathbun 1901: 94. - De Man 1928: 21. - Schmitt 1924: 79; 1935: 193, fig. 54; 1936: 375. - Rodrigues 1983: 93. – Kensley & Heard 1991: 496, 499, 500, figs 3, 4. – Dworschak 1992: 218, fig. 16. – Lemaitre & Ramos 1992: 352.

Callianidea typa. - Lockington 1878: 302.

Callianidea Steenstrupii Boas, 1880: 108.

Callianidea laevicauda occidentalis Schmitt, 1939: 10, 11.

Paracallianidea laevicauda. - Sakai 1992: 17, 18.

MATERIAL EXAMINED. — **Galapagos Islands**, 27.IX.1968, USNM 243554 (♀). — Barrington Island, bay head and rocks to N side, intertidal, (R. V. *Velero III*, stn 48-33), 28.II.1933, USNM 123368 (3 specimens).
British Virgin Islands. Norman Island, Treasure Point, shore (Smithsonian Bredin Expedition, stn 35-38), USNM 122445 (♂).

DISTRIBUTION. — Caribbean Sea and Galapagos Islands, intertidal.

REMARKS
This species has often been figured and described, most recently by Kensley & Heard (1991). Although it is very similar to *C. typa*, it differs in the following details which indicate a more plesiomorphic species. A short linea thalassinica is present at the base of the eyestalks, similar in position to that in the thomassiniids. The eyestalks are more cylindrical than in *C. typa*. The pleopodal filaments are cylindrical with a constriction near the midpoint, not bifurcating. The male pleopod 1 has a weakly setose first article and large subtriangular twisted second article. The appendix interna and appendix masculina are well developed, not minute, and the merus of maxilliped 3 has a mesial tooth.
Sakai (1992) recognised some of these differences and considered them of generic importance, a stance with which I cannot agree.

Callianidea sp.
(Figs 4D-I)

MATERIAL EXAMINED. — **Madagascar.** Maromandia (14°10'S - 48°06'E), R. Decary, MNHN Th-139 (♀, cl. 5.3 mm).

DISTRIBUTION. — Madagascar (unique specimen).

DIAGNOSIS
Maxilliped 3 merus with mesial spine. Larger cheliped fixed finger 0.4 length of propodus. Pereopod 3 propodus 1.5 times as long as wide. Pleopodal 3-5 rami with few (about thirty) simple cylindrical marginal filaments; appendix interna minute. Uropodal rami 1.5 times as long as wide. Telson wider than long, tapering from base.

REMARKS
The only specimen of this species is mostly complete but fragmented. It is diagnosed only briefly and in all other respects it is extremely similar to *Callianidea typa*. The specimen was compared with similarly-sized specimens of *C. typa*, also from Madagascar and the differences, notably the pleopodal structure and telson, were confirmed as not being juvenile characters. The specimen resembles *C. laevicauda* in that the pleopodal filaments are simple, but differs in that they lack any constrictions. The specimen suggests strongly a separate species but should not be described until more material is available and the validity of the other available names resolved.

Family MICHELEIDAE Sakai, 1992

Micheleinae Sakai, 1992: 18.

Mericonaxiinae Sakai, 1992: 19.

Micheleidae. – Poore 1994: 99.

TYPE GENUS. — *Michelea* Kensley *et* Heard, 1991.

DIAGNOSIS
Soft-bodied or firm thalassinidean shrimps. Rostrum present with lateral carinae (rarely

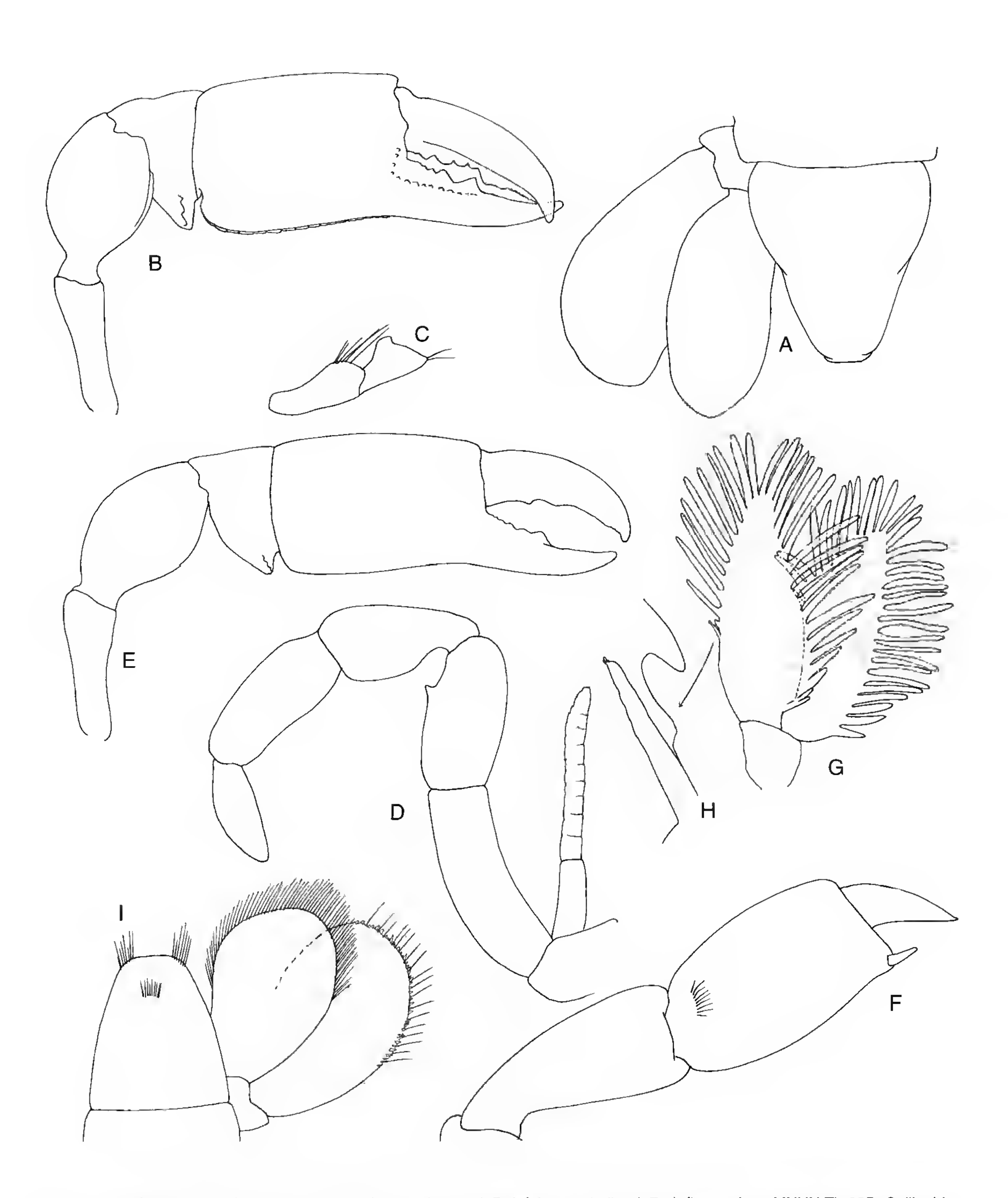


Fig. 4. — *Callianidea typa* Milne Edwards. **A**, telson and uropod; **B**, left larger cheliped. Both figures from MNHN Th-695. *Callianidea laevicauda* Gill, 1859. **C**, ♂ pleopod 1, USNM 122445. *Callianidea* sp. **D**, maxilliped 3; **E**, left larger cheliped; **F**, pereopod 3 (distal articles); **G**, pleopod 2; **H**, appendix interna; **I**, telson and uropod. All figures from MNHN Th-139.

absent). No linea thalassinica. Cephalothorax laterally compressed, ending midposteriorly as a median lobe separate from produced posterolateral margins of carapace. Anterolateral lobes on abdominal somite 1 articulate with posterolateral margins of carapace which are thickened to form a marginal ridge. Thoracic sternite 7 visible between coxae of pereopods 4 only as a narrow ridge. Coxae 4 flattened, mobile, condyle with thoracic sternite 7 functional. Abdominal somite 1 less than half length of abdominal somite 2 and with pleuron obscure. Abdominal somite 2 pleuron overlaps abdominal somite 1.

Cephalothorax, rostrum, abdomen, telson and all limbs without armature (obsolete rostral dentition and low medial and lateral rostral carinae may be present). Anterior cephalothorax and at least abdominal somites 1 and 6 (usually all) with lateral setal-rows; lateral surfaces of propodi of pereopods 2-4 with similar setal-rows. Antenna 1 peduncle article 1 elongate and waisted, article 3 longer than article 2. Antenna 2 with scaphocerite articulating and prominent, rarely small. Mandibular incisor toothed only posteriorly, asymmetrical. Maxilla 2 scaphognathite with one or two long setae extending into branchial chamber. Maxilliped 3 pediform, carpus longer than propodus, propodus never flattened. Pereopods 1 equal; merus with straight lower margin, sometimes with few spines; proximal part of propodus elongate (about twice as long as wide); fingers as long as proximal part. Pereopod 2 chelate. Pereopods 2-4 with flattened propodi, longer than wide, without single marginal spiniform seta (rows of spiniform setae laterally in *Michelea*). Epipods broadly lamellate; podobranchs 3-6 usually present; two arthrobranchs on each of thoracomeres 3-7; pleurobranchs 5-7 present or absent. Male pleopod 1 with triangular second article, appendix interna only represented by hooks. Appendix masculina free. Pleopod 2 not modified, similar to pleopods 3-5; all with foliaceous rami, well developed appendix interna. Uropodal exopod without transverse suture; endopod more or less triangular.

COMPOSITION

Marcusiaxius Rodrigues *et* de Carvalho, 1972; *Meticonaxius* de Man, 1905; *Michelea* Kensley *et* Heard, 1991; *Tethisea* Poore, 1994.

REMARKS

Sakai (1992) erected the callianideid subfamily Micheleinae for *Michelea* which is without a linea thalassinica, with anterolateral lobes on abdominal somite 1, with a long scaphocerite, subequal first pereopods, with a small rostrum, and with normal propodus on pereopod 4. The subfamily is separated from his other subfamily, Meticonaxiinae, on only two characters (absence of a rostrum and presence of pleopodal lamellae), but there are so many synapomorphies linking the genera that this division cannot be sustained. Further, the cladistic analysis (Poore 1994) hypothesised that *Michelea* is a terminal taxon and not sister to other genera in the family. The two are considered synonymous here. Micheleinae has page precedence.

None of the genera possesses pleopodal filaments as seen in *Callianidea*; the foliaceous rami in *Michelea* are quite different from those in callianideids and are not homologous (Poore 1994). There are several other differences between the micheleids, callianideids and thomassiniids. The possession of anterolateral lobes on abdominal somite 1, which interact with the tripartite posterior margin of the carapace, is a more complex mechanism than the more loose interaction in callianideids and thomassiniids. A rostrum is usual in the family; its loss in *Michelea* is derived independently from similar states in some callianassids, for example. The eyestalks are cylindrical, never flattened. The chelipeds are equal (unequal in callianideids and thomassiniids) and are more elongate than in the other two families. Pereopods 3 and 4 never have a single distal spiniform seta on the lower margin of the propodus. The affinities between the Micheleidae and the Axiidae, noted by Sakai, are much greater than those with the Callianideidae and all warrant separate family status (Poore 1994).

New species, mostly from the Indo-West Pacific, are described in all four genera.

Key to genera of Micheleidae

1. Rostrum minute, triangular; usually without pleurobranchs; pereopods 3 and 4 with lateral spiniform setae .... *Michelea*

— Rostrum prominent, flat; with pleurobranchs; pereopods 3 and 4 without lateral spiniform setae 2

2. Cheliped with thickened setae in gape; abdominal somites 3-5 without setal-rows; uropodal endopod with anterior margin convex, ending by curving to rounded posterior margin .... *Tethisea*

— Cheliped without thickened setae in gape; abdominal somites 3-5 with setal-rows; uropodal endopod with straight anterior margin ending sharply 3

3. Eyes visible in dorsal view, rostrum narrow; cheliped fixed finger with major tooth two-thirds way along; maxilliped 2 exopod reduced .... *Meticonaxius*

— Eyes not visible in dorsal view, rostrum wide; cheliped fixed finger with major tooth one-third way along; maxilliped 2 exopod long .... *Marcusiaxius*

Genus *Marcusiaxius* Rodrigues *et* de Carvalho, 1972

Marcusiaxius Rodrigues *et* de Carvalho, 1972: 357. – De Carvalho & Rodrigues 1973: 553-566 (rediagnosed as new). – Kensley & Heard 1991: 506, 507, table 2. – Sakai 1992: 25, 26.

Type species. — By monotypy: *Marcusiaxius lemoscastroi* Rodrigues *et* de Carvalho, 1972.

Diagnosis

Rostrum flat and exceeding eyes, medially and laterally carinate and setose. Eyes not visible in dorsal view. Anterolateral cephalothorax with two or three vertical setal-rows, the second shorter than others if present. Abdominal somite 1 with two setal-rows, abdominal somites 2-5 each with one lateral setal-row, and abdominal somite 6 with three converging setal-rows; abdominal somites 3-5 with dense dorsal patches of plumose setae. Antenna 1 peduncle article 1 moderately elongate. Scaphocerite less than half length of antenna 2 peduncle article 4. Maxilliped 1 exopod a single article. Maxilliped 3 without crista dentata; merus with weak mesial row of setae; exopod absent or at most half as long as merus. Pereopod 1 fixed finger with sharp curved tooth one-third way along. Pereopod 2 fixed finger with even contiguous spiniform setae; dactylus as long as fixed finger. Pereopods 3 and 4 without lateral spiniform setae on propodus and dactylus. Pereopod 4 carpus usually with distal ridge on upper margin; propodus with setal-row along upper margin. Pleopods 2-5 without marginal lamellae. Uropodal endopod with anterolateral margin straight, ending sharply, longer than broad. Uropodal exopod anterolateral margin ending sharply, broader than endopod. Telson broader than long, not clearly constricted, distally rounded. Epipods with lamellate podobranchs well developed, except on last. Arthrobranchs well developed. Pleuro-branchs 5-7 present.

Branchial formula:

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	-	1	1	1	1	1	1	-
Podobranch	-	-	1	1	1	1	-	-
Arthrobranch	-	-	2	2	2	2	2	-
Pleurobranch	-	-	-	-	1	1	1	-

Composition

M. colpos Kensley *et* Heard, 1991; *M. lemoscastroi* Rodrigues *et* Carvalho, 1972; *M. minutus*

(Coelho, 1973); *M. torbeni* Sakai, 1992; *M. wamsoi* n.sp.

REMARKS
Marcusiaxius is most similar to *Meticonaxius* but differs in having the rostrum completely covering the eyes and bearing a dense lateral pile of plumose setae, different placement of the major tooth on the fixed finger of pereopod 1, absence of crista dentata on maxilliped 3, possession of two setal-rows on abdominal somite 2, and in the shorter telson. These two genera together differ from *Tethisea* in lacking thickened setae in the gape at the base of the fixed finger of pereopod 1 and in a sharper apex to the uropodal endopod. All three differ from *Michelea* in possession of a rostrum but see this genus for more differences and Poore (1994) for analysis of phylogenetic relationships.
The diagnosis of Kensley & Heard (1991) is not significantly different from this one.

KEY TO SPECIES OF *Marcusiaxius*

1. Telson three-quarters as long as abdominal somite 6 .... *Marcusiaxius minutus* (Brazil)

— Telson half as long as abdominal somite 6 2

2. Maxilliped 3 exopod as long or longer than ischium; maxilliped 2 exopod longer than merus 3

— Maxilliped 3 exopod shorter than ischium or absent; maxilliped 2 exopod shorter than merus 4

3. Rostrum sharply tapering to rounded apex; pereopod 4 without crest on upper margin of carpus .... *Marcusiaxius colpos* (Gulf of Mexico)

— Rostrum evenly tapering to acute apex; pereopod 4 with crest on upper margin of carpus .... *Marcusiaxius wamsoi* (Indonesia)

4. Maxilliped 3 exopod absent; uropodal endopod 3 times as long as wide .... *Marcusiaxius lemoscastroi* (Caribbean, N Brazil)

— Maxilliped 3 exopod present; uropodal endopod twice as long as wide .... *Marcusiaxius torbeni* (Indonesia)

Marcusiaxius colpos Kensley *et* Heard, 1991

Marcusiaxius colpos Kensley *et* Heard, 1991: 496, 506, 507, figs 1, 7, 8.

DISTRIBUTION. — Gulf of Mexico, 43-175 m depth.

REMARKS
This species is known only from the original material and is typical of the genus. Its rostrum is relatively broader than in other species and there are only two cephalothorax setal-rows.

Marcusiaxius lemoscastroi Rodrigues *et* de Carvalho, 1972 (Fig. 5)

Marcusiaxius lemoscastroi Rodrigues *et* de Carvalho, 1972: 357. – De Carvalho & Rodrigues 1973: 553-566, figs 1-21 (redescribed as new). – Kensley & Heard 1991: 496, 507-510, figs 9, 10.

Meticonaxius lemoscastroi. – Coelho *et al.* 1980: 39. – Coelho & Ramos-Porto 1987: 33. – Coelho 1987: 63, 68.

MATERIAL EXAMINED. — **Caribbean Sea.** Honduras,

off Limón (16°07'N - 85°38'W), 55-57 m (R. V. *Pillsbury* stn P1369), USNM 243550 (♂ and ♀). — Panama, Scout Island Beach, Culebra Island, shallow water, M. Jones and H. Kaufman, 10.III.1974, (NMNH-STRI Panama survey stn 183-1/P), USNM 243549 (3 specimens). — Colombia, near Santa Marta (11°06'N - 74°29'W), 64-73 m, 17.V.1964, Gulf and South Atlantic Fisheries Exploration, Bureau of Commercial Fisheries (R. V. *Oregon* stn 4847), USNM 243548 (1 ♀). — Venezuela, N of Margarita Island, 32-40 m, sand and shell bottom, Hancock Pacific Expeditions (R. V. *Velero*, stn A-42-3), USNM 243555 (1 ♀).
Brazil. *Almirante Saldanha*, stn 1705, MZUSP-8942 (1 specimen).
Location uncertain. Stn NMHN 248-34, February 1922, Schmitt, USNM 243551 (1 ♂).

DISTRIBUTION. — Caribbean Sea, northern Brazil; littoral to 73 m depth.

REMARKS

This species was figured by the original authors and redescribed by Kensley & Heard (1991). A habitus figure, view of the thoracic sternites and coxae, and male pleopod 2 are presented here because it is type species of the genus. The coxa of pereopod 4 and its interaction with thoracic sternite 7 are relatively undifferentiated and illustrate the difference between this family and Callianideidae and Thomassiniidae.
Brasil Lima (1980) described a new genus and

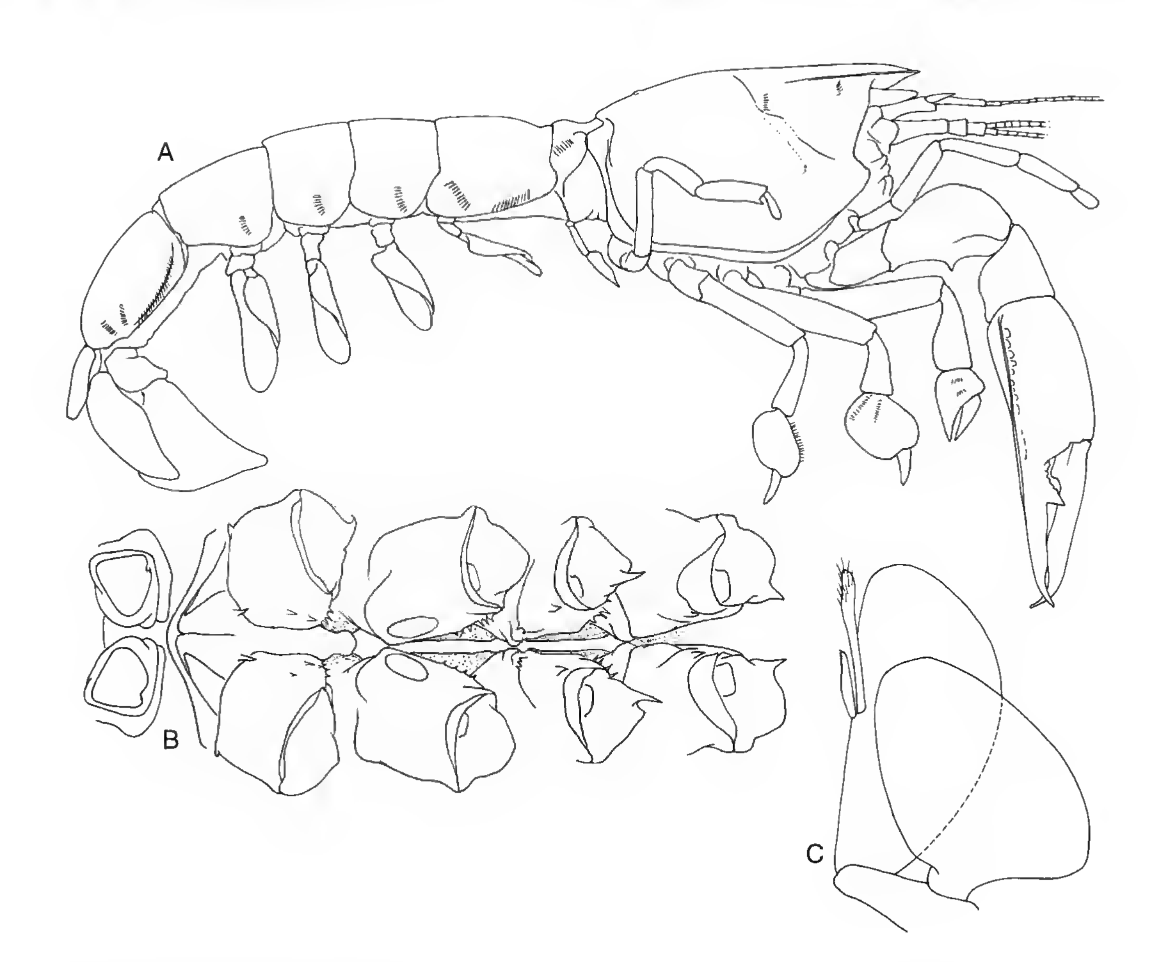


FIG. 5. — *Marcusiaxius lemoscastroi* Rodrigues *et* de Carvalho. **A**, ♂ habitus; **B**, sternum and coxae of pereopods 1-5 of ♀; **C**, pleopod 2. Both specimens from USNM 243550.

species of bopyrid isopod, *Castrione longicaudata*, parasitic on the gills of this species.

Marcusiaxius minutus (Coelho, 1973) comb. nov.

Meticonaxius minutus Coelho, 1973: 345; 1987: 63, 68. – Coelho *et al.* 1980: 58. – Coelho & Ramos-Porto 1987: 32, 33. – Kensley & Heard 1991: 516.

MATERIAL EXAMINED. — **Brazil.** Amapá (04°18'S - 50°17'W), 89-90 m (*Almirante Saldanha*, stn 2413), MZUSP-holotype, not registered (dry).

DISTRIBUTION. — Northern Brazil; 90 m depth.

REMARKS

Examination of the holotype confirmed the new generic placement of this species.

Marcusiaxius torbeni Sakai, 1992 (Fig. 6)

Marcusiaxius torbeni Sakai 1992: 26-30, figs 9-11.

MATERIAL EXAMINED. — **Indonesia.** Makassar Strait (0°40.1'N - 117°51.4'E), 96 m, 1.XI.1980, dredge

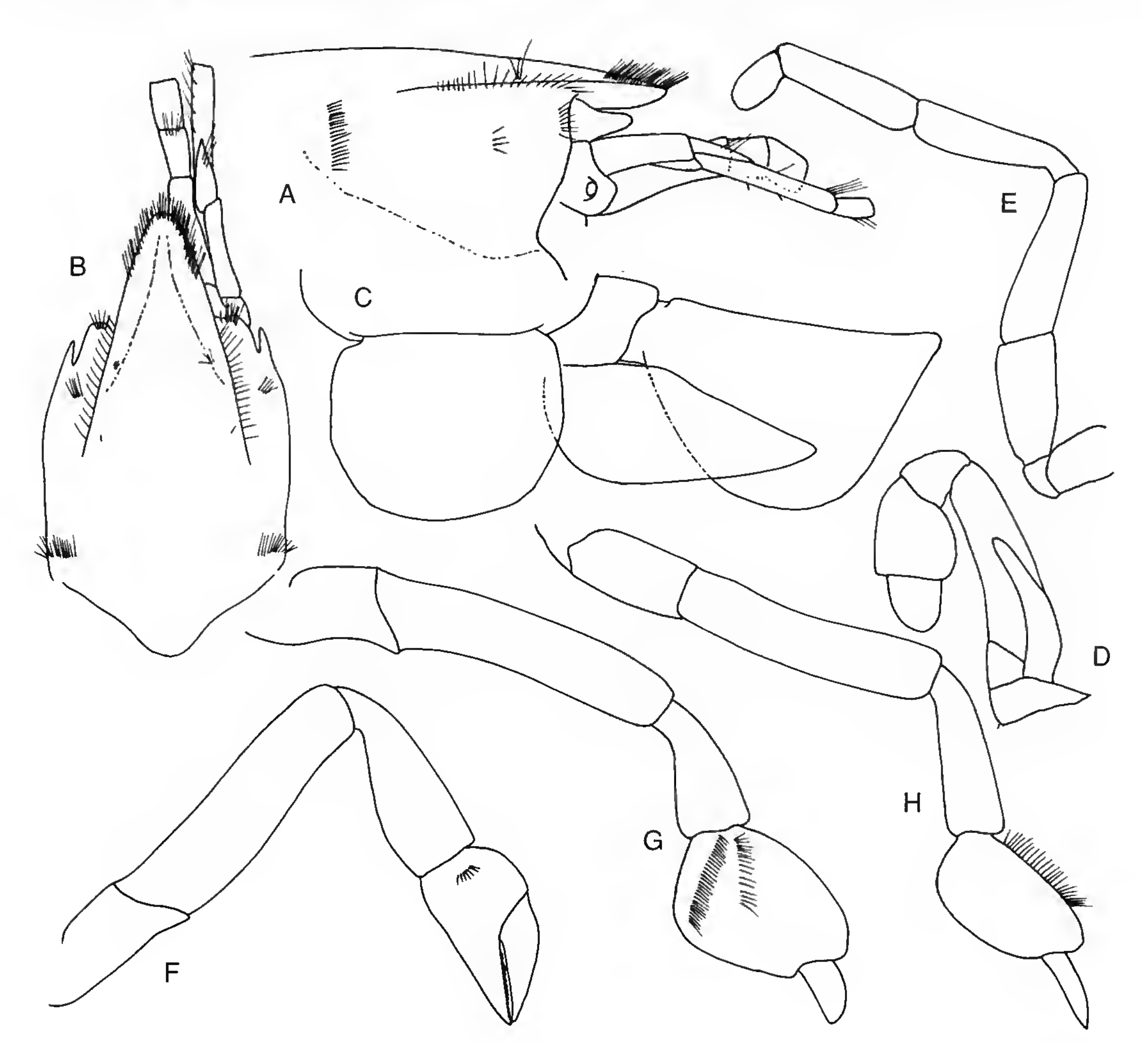


FIG. 6. — *Marcusiaxius torbeni* Sakai, 1992 . **A**, **B**, anterior cephalothorax; **C**, telson and uropod; **D**, maxilliped 2; **E**, maxilliped 3; **F**, right pereopod 2; **G**, right pereopod 3; **H**, right pereopod 4. All figures from MNHN Th-850.

(CORINDON 2 stn 216), MNHN Th-850 (♂ without pereopods 1, cl. 12 mm, tl. 43 mm).

DISTRIBUTION. — West coast of Malay Peninsula, 70 m (type locality); Makassar Strait, Indonesia, 96 m depth.

DIAGNOSIS

Rostrum acutely rounded and with dense patch of marginal setae apically and along lateral margins, 1.7 times as long as eyestalks. Cephalothorax with setal-rows of eight setae near anterior margin, of four setae more posterior, and of nineteen near cervical groove. Antenna 2 with distinct acute articulating scaphocerite, about one-third length of article 4. Maxilliped 2 exopod reaching to middle of merus of endopod. Maxilliped 3 with small or without exopod.

Pereopod 3 propodus with two transverse setal-rows of about fifteen and thirty setae. Pereopod 4 carpus with smoothly curved upper margin; propodus 1.5 times as long as wide; with single setal-row of about twenty setae along upper margin.

Uropodal endopod anterior margin slightly bent, lateral apex acute, 2.3 times as long as wide; exopod with slightly concave anterior margin ending sharply, deeply curved posteriorly, 1.5 times as long as wide. Telson length 0.8 of width, laterally and distally convex.

REMARKS

Marcusiaxius torbeni is figured only in sufficient detail to separate it from the other species of the Indo-West Pacific, *M. wamsoi*. The holotype was figured in detail by Sakai (1992). He noted a small exopod on maxilliped 3, not present on the new specimen but this difference would not seem to warrant a separate species. The species differs from *M. wamsoi* in shorter exopod on maxilliped 2, reduction of exopod on maxilliped 3, the greater extent of marginal setation on the rostrum, longer telson, and shorter uropodal rami. Pereopod 3 has two oblique setal-rows as in *M. lemoscastroi*, not one row as in *M. wamsoi*. The species is also similar to *M. lemoscastroi* in the arrangement of maxillipedal exopods and setation of the rostrum but differs in longer rostrum and third setal-row on the cephalothorax.

Marcusiaxius wamsoi n.sp.
(Figs 7, 8)

Marcusiaxius wamsoi. – Markham, 1995: 86 (*nomen nudum*).

MATERIAL EXAMINED. — **Indonesia.** Irian Jaya (as Dutch New Guinea), 1 mile E of Dauwi, Wamsoi lagoon (1°17'S - 136°46'E), Padaido Islands, 54-90 m, 4.II.1956, ZML (holotype, ♀, cl. 6.4 mm).

ETYMOLOGY — For the type locality (noun in apposition).

DISTRIBUTION. — Irian Jaya, Indonesia; 54-90 m depth.

DESCRIPTION OF HOLOTYPE

Cephalothorax 0.28 total length, rostrum flat, obscuring eyes from dorsal view, acutely rounded and with dense patch of marginal setae apically, twice as long as eyestalks; dorsolateral carina prominent and reaching about one-third of cephalothorax, a weak groove parallel to carina; cervical groove weakly defined, not visible dorsally; dorsoposterior margin a square medial lobe, separated from posterolateral margins; marginal setal-row of eight setae at base of eyestalk; second setal-row of six setae; and posterior setal-row of eleven setae.

Abdominal somite 1 little narrower than second, with anterolateral lobes overlying posterolateral margins of cephalothorax; pleuron weakly rounded; dorsolareral setal-rows of seven setae. Abdominal somite 2 twice as long as first, pleuron overlapping first somite; longitudinal setal-row of eleven setae; transverse setal-row of seven setae. Abdominal somites 3-5 with long transverse setal-rows. Abdominal somite 6 with marginal setal-row of twenty-three setae diverging anteriorly from edge of pleuron, oblique setal-row of about fourteen setae, and transverse setal-row of about eleven setae.

Eyestalks cylindrical, cornea distolateral.

Antenna 1 with waisted article 1, about 0.3 length of cephalothorax; articles 2 and 3 subequal, each about half length of article 1; flagella each of about fifteen articles, longer than peduncle. Antenna 2 with distinct articulating acicle, about third length of article 2; article 4 reaching to end of antenna 1; article 5 short.

Mandible, maxillae and maxilliped 1 typical of

family. Maxilliped 2 endopodal propodus broader than carpus and dactylus; exopod narrow, reaching beyond merus of endopod. Maxilliped 3 ischium without crista dentata; merus without mesial tooth; ischium-merus with mesial row of long setae; carpus-dactylus longer than ischium-merus, widest point of carpus 0.24 carpal length; exopod with flagellum reaching to middle of merus; epipod narrow-foliaceous, with podobranch.

Chelipeds equal; merus with weak tooth on lower margin, upper margin strongly convex, especially proximally; carpus unarmed; propodus swollen proximally and tapering; fixed finger 0.4 length of propodus, its cutting edge with strong tooth at proximal third; dactylus cutting edge curved distally, equal to fixed finger.

Pereopod 2 merus-propodus with lower marginal rows of long setae; carpus 0.8 length of merus; propodus little shorter than carpus with setal-row of six short setae; fixed finger cutting edge with thirteen well-spaced spiniform setae; dactylus as long as fixed finger, with five spiniform setae in middle of cutting edge.

Pereopod 3 propodus 1.5 times as long as wide, strongly lobed on upper and lower margins; one

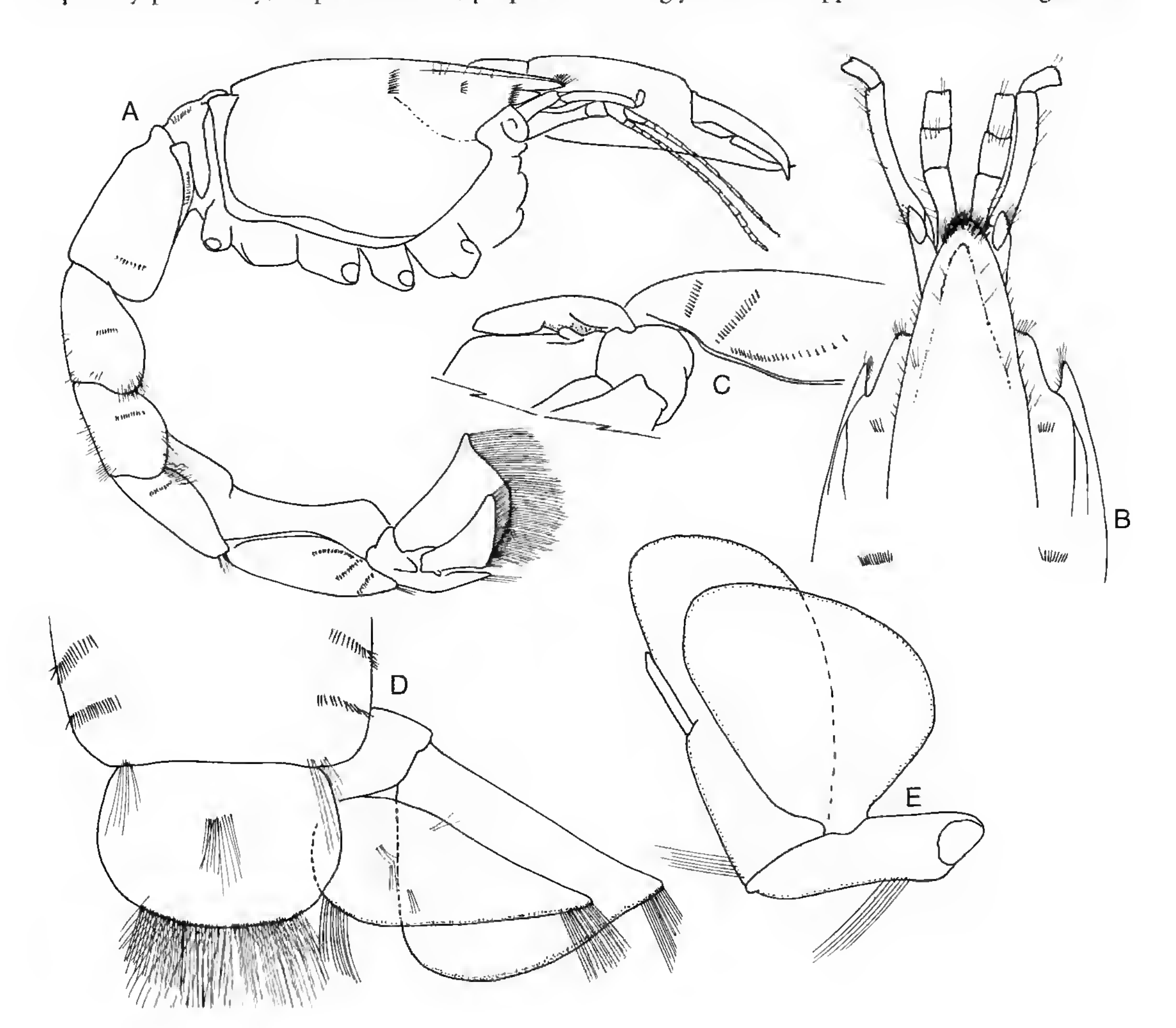


Fig. 7. — *Marcusiaxius wamsoi* n.sp. **A**, habitus; **B**, dorsal view of anterior cephalothorax; **C**, abdominal somite 6, telson and base of right uropod; **D**, abdominal somite 6, telson and uropod; **E**, pleopod 2. All figures from holotype.

transverse setal-row of about thirty setae; dactylus setose.

Pereopod 4 carpus with distal lobe on upper margin; propodus little narrower than long; with single setal-row of about forty setae along upper margin; dactylus setose, narrow.

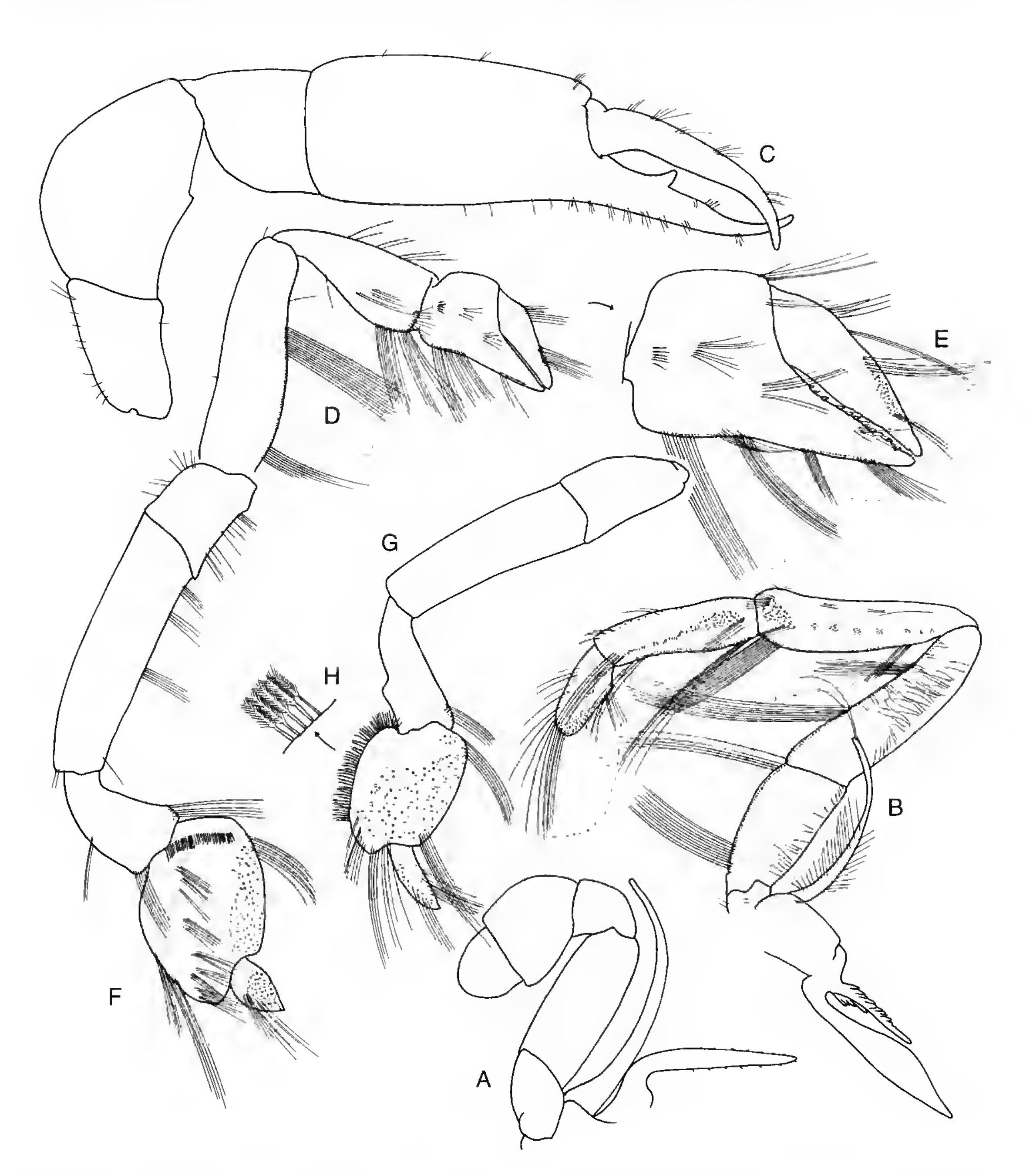


FIG. 8. — *Marcusiaxius wamsoi* n.sp. **A**, maxilliped 2; **B**, maxilliped 3; **C**, larger left cheliped; **D**, pereopod 2; **E**, detail of propodus and dactylus; **F**, pereopod 3; **G**, pereopod 4 and **H**, setal-row on upper margin of propodus. All figures from holotype.

Pleopod 1 of male unknown. Pleopod 1 of female nearly midventral, 2-articled. Pleopod 2 endopod rounded distally and along lateral margin; appendix interna about 8 times as long as wide; exopod little longer than wide, inner margin straight, lateral margin convex. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2.
Uropodal endopod tear-shaped, lateral apex acute, 2.3 times as long as wide; exopod with straight anterior margin ending sharply, deeply curved posteriorly, 1.5 times as long as wide. Telson length two-thirds width, laterally and distally convex.

REMARKS
Marcusiaxius wamsoi is distinguished by the relatively small patch of setae on the tip of the rostrum, the long maxillipedal exopods, and the unusual crest on the upper margin of the carpus of pereopod 4. The uropodal endopod is especially narrow and acute.
Markham (1995) described the new bopyrid isopod parasite *Castrione digiticaudata* from the holotype of this species citing its manuscript name in the "Material examined".

Marcusiaxius sp.

MATERIAL EXAMINED. — **England.** Gault, Folkestone, BMNH In.61812 (fossil partly in matrix, rostrum-cervical groove 9 mm).

REMARKS
The anterior cephalothorax is clean dorsally and on the right side some limbs are visible in the matrix. The rostrum is broad with an elevated triangular post-rostral area with sharp median carina leading to the base of the rostrum. This is typical of the genus. Anteriorly there is an oblique row of twelve setal-pits, a row of three transversely near the cervical groove, but the intermediate area where other pits may occur is damaged. The geological age of the specimen is not known.

Genus *Meticonaxius* de Man, 1905

Meticonaxius de Man, August 1905: 592; 1925: 53, 54; 1928: 18, 21, 30, 53. – Barnard 1950: 499. – Balss 1957: 1579. – Le Loeuff & Intès 1974: 23. – De Saint Laurent 1973: 515; 1979: 1397. – Sakai & de Saint Laurent 1989: 9. – Kensley & Heard 1991: 507, 510-512, table 2. – Sakai 1992: 20-21.

Metaxius Bouvier, November 1905: 804. – De Man 1925: 8; 1928: 18, 20. – Bouvier 1925: 469, 470. – Balss 1957: 1582 (type species by monotypy *Metaxius microps* Bouvier, 1905).

TYPE SPECIES. — By monotypy: *Meticonaxius monodon* de Man, 1905.

DIAGNOSIS
Rostrum acute, usually medially and laterally carinate. Eyes visible in dorsal view. Anterolateral cephalothorax with at least one vertical setal-row close to lateral carina. Abdominal somites 1-5 each with one lateral setal-row, abdominal somite 6 with two-three converging lateral setal-rows; abdominal somites 3-5 with dense dorsal patches of plumose setae. Antenna 1 peduncle article 1 moderately elongate. Scaphocerite less than half length of antenna 2 peduncle article 4. Maxilliped 1 exopod a single article. Maxilliped 3 crista dentata sometimes reduced; merus with strong mesial row of setae; exopod very short or absent. Pereopod 1 fixed finger with at least a sharp curved tooth two-thirds way along. Pereopod 2 fixed finger with even contiguous spiniform setae; dactylus as long as fixed finger. Pereopods 3 and 4 without lateral spiniform setae on propodus and dactylus (rarely one or two on dactylus 4). Pereopod 4 carpus without distal ridge on upper margin; propodus with one or two transverse setal-rows. Uropodal endopod with anterolateral margin bending, ending squarely, shorter than broad. Pleopods 2-5 without marginal lamellae. Uropodal exopod anterolateral margin ending squarely, as broad as endopod. Telson longer than broad, clearly constricted, distally rounded. Epipods well developed and with podobranchs well developed, except on last. Arthrobranchs well developed. Pleurobranchs 5-7 present.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	1	1	1	1	1	1	1	-
Podobranch	-	r	1	1	1	1	-	-
Arthrobranch	-	-	2	2	2	2	2	-
Pleurobranch	-	-	-	-	1	1	1	-

Composition

M. bouvieri Kensley *et* Heard, 1991; *M. capricorni* Coelho, 1987; *M. longispina* (Stebbing, 1920); *M. microps* (Bouvier, 1905); *M. monodon* de Man, 1905; *M. noumea* n.sp.; *M. soelae* Sakai, 1992; *M. spicatus* n.sp.

Remarks

The genus was most recently diagnosed by Kensley & Heard (1991) and Sakai (1992). The new diagnosis differs only because the number of setal-rows on the cephalothorax varies from one to three, according to species, not only two or two-three as stated by these authors. Most species have the branchial arrangement given above but one, *M. microps*, is without pleurobranchs (Kensley & Heard 1991).

Kensley & Heard (1991) gave a key to five species, excluding *M. minutus* because of lack of information. This species is a member of *Marcusiaxius*. The number of described species in now eight plus one not yet described.

Key to species of *Meticonaxius*

1. Rostrum apex round 2

— Rostrum apex acute 3

2. Maxilliped 3 with spine on merus, with minute exopod .... *Meticonaxius longispina* (South Africa)

— Maxilliped 3 without spine on merus, without exopod .... *Meticonaxius microps* (Caribbean Sea)

3. Rostrum shorter than eyestalk; pereopod 1 fingers as long as palm and carpus .... *Meticonaxius spicatus* (Caribbean Sea)

— Rostrum as long or longer than eyestalk 4

4. Telson shorter than wide .... *Meticonaxius capricorni* (Brazil)

— Telson much longer than wide 5

5. Uropodal endopod acute; rostrum as long as eyestalk .... *Meticonaxius noumea* (New Caledonia)

— Uropodal endopod round; rostrum longer than eyestalk 6

6. Telson much longer than wide; pereopod 1 merus without spine .... *Meticonaxius soela* (Coral Sea)

— Telson as long or little longer than wide; pereopod 1 merus with 1-2 spines 7

7. Pereopod 1 fingers as long as palm .... *Meticonaxius bouvieri* (Caribbean Sea)

— Pereopod 1 fingers shorter than palm .... *Meticonaxius monodon* (Tanzania, Indonesia)

Meticonaxius bouvieri Kensley *et* Heard, 1991 (Figs 9, 10)

Meticonaxius bouvieri Kensley *et* Heard, 1991: 496, 512, 513, figs 11, 12.

MATERIAL EXAMINED. — **Caribbean Sea.** 432 m, (*Atlantis*, stn 3427), 1.V.1939, MCZ (♀, cl. 10.5 mm). — 423 m (*Atlantis*, stn 3721), 30.IV.1939, MCZ (2 ♀♀, cl. 10.3 and 21.6 mm, both very damaged and incomplete).

DISTRIBUTION. — Caribbean Sea; 180-768 m depth.

DESCRIPTION

Female (stn 3427)

Cephalothorax 0.27 total length, about 1.4 times as deep as wide; rostrum acute, slightly upturned distally, without dorsal setae, longer than broad at base, lateral margins concave such that eyes are visible from dorsal view, 1.8 times as long as eyestalks; lateral carinae extending weakly on to

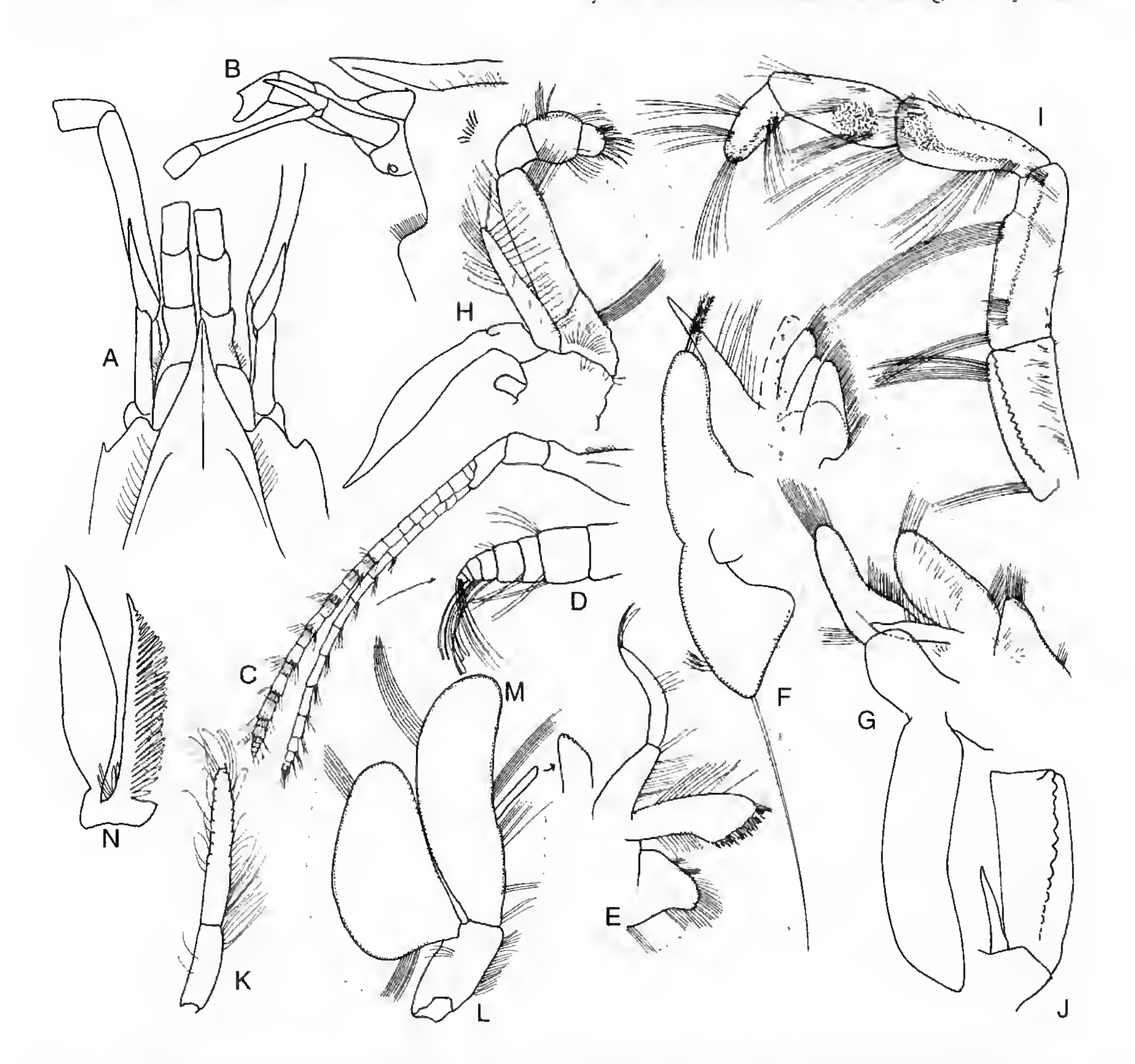


FIG. 9. — *Meticonaxius bouvieri* Kensley *et* Heard. **A**, **B**, anterior of cephalothorax; **C**, antenna 1 and **D**, detail of tip of flagellum; **E**, maxilla 1; **F**, maxilla 2; **G**, maxilliped 1; **H**, maxilliped 2; **I**, maxilliped 3; **J**, ischium and exopod of maxilliped 3; **K**, ♀ pleopod 1; **L**, pleopod 3; **M**, apex of appendix interna of pleopod 3; **N**, podobranch of pereopod 1. Figure J from *Atlantis* stn 3721; others from *Atlantis*, stn 3427.

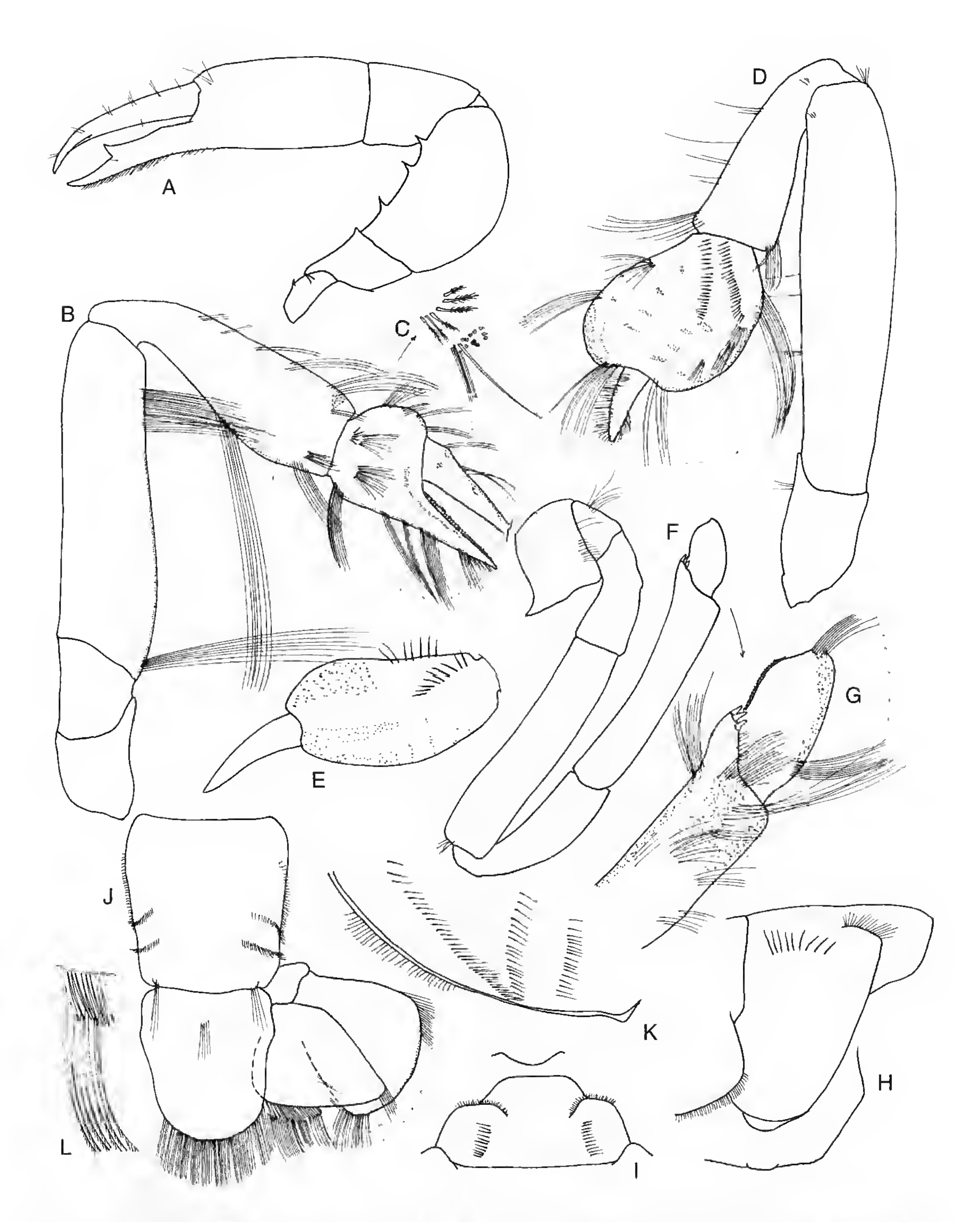


FIG. 10. — *Meticonaxius bouvieri* Kensley *et* Heard. **A**, right cheliped; **B**, right pereopod 2; **C**, setal-row from right pereopod 2; **D**, left pereopod 3; **E**, propodus and dactylus of left pereopod 4; **F**, right pereopod 5; **G**, details of finger and dactylus; **H**, right view of abdominal somite 1; **I**, dorsum of abdominal somite 1; **J**, abdominal somite 6, telson and uropod; **K**, left setal-rows of abdominal somite 6; **L**, setae on margin of uropodal endopod. Figure E from *Atlantis*, stn 3721; others from *Atlantis*, stn 3427.

cephalothorax, medial carina reaching to apex of rostrum; cervical groove weakly defined, reaching 0.6 length of cephalothorax; dorsoposterior margin a square medial lobe, separated from posterolateral margins; marginal setal-row absent; longitudinal setal-row of ten setae under lateral carina; setal-row of six setae set well back from anterolateral margin.

Abdominal somite 1 little narrower than second, with anterolateral lobes overlying posterolateral margins of cephalothorax; pleuron rounded; dorsolateral setal-row of nine setae. Abdominal somite 2 twice as long as first, pleuron overlapping first somite; transverse setal-row of about twenty setae. Abdominal somites 3-5 with long transverse setal-rows. Abdominal somite 6 with marginal setal-row of thirty-five setae diverging anteriorly from edge of pleuron, oblique setal-row of about twenty setae, and transverse setal-row of about seventeen setae.

Eyestalks angular mesiodistally, cornea distolateral. Antenna 1 with short-waisted article 1, slightly exceeding rostrum; articles 2 and 3 subequal, each about half length of article 1; flagella of about eighteen and twenty-five articles, longer than peduncle. Antenna 2 with long distinct articulating acicle, about length of article 2; article 4 exceeding article 3 of antenna 1 by half its length; article 5 short; flagellum almost twice as long as peduncle.

Mandible incisor process with smooth cutting edge, excavate on right, broadly acute on left [see Fig. 11D (*M. noumea*)]. Maxilla 2 endopod tapering; scaphognathite with one long posteriorly-directed seta. Maxilliped 1 with endopod 0.6 length of basal endite, exopod longer than basal endite, epipod lobes narrow, proximal lobe much longer. Maxilliped 2 exopod almost as long as endopodal merus; epipod well-developed, with vestigial podobranch. Maxilliped 3 ischium with crista dentata of eighteen blunt teeth; merus without mesial tooth but inner margin distally constricted; ischium to merus with dense mesial rows of long setae; carpus to dactylus as long as ischium to merus, widest point of carpus 0.3 carpal length; exopod almost half length of ischium; epipod foliaceous, with podobranch.

Chelipeds with merus having two-three teeth on lower margin, upper margin strongly convex; carpus unarmed; propodus swollen; fixed finger 0.4 length of propodus, its cutting edge with obsolete proximal blade and strong tooth two-thirds along; dactylus cutting edge curved distally, just longer than fixed finger.

Pereopod 2 merus to propodus with lower marginal rows of long setae; carpus 0.8 length of merus; propodus 0.4 length of carpus with setal-row of six short setae; fixed finger cutting edge with numerous contiguous spiniform setae; dactylus longer than fixed finger, straight.

Pereopod 3 propodus about as long as wide, upper margin lobed distally, lower margin convex, without spiniform setae; two oblique setal-rows of twenty-twenty-five setae; dactylus short, slender and tapering.

Pereopod 4 propodus twice as long as wide, without spiniform setae; one oblique setal-row of nine setae, another submarginal setal-row of seven setae on upper margin; dactylus finely tapering.

Pereopod 5 weakly subchelate; dactylus closing on three spiniform setae at apex of a short fixed finger.

Pleopods 1 (female) 2-articled. Pleopod 2 endopod 3.5 times as long as wide; appendix interna 6 times as long as wide; exopod almost twice as long as wide, inner margin straight, lateral margin convex. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2.

Uropodal endopod with anterior margin convex, ending abruptly, posterior margin strongly lobed, 1.3 times as long as wide, with marginal short spiniform setae distally; exopod subtriangular, width distally equal to length. Telson a little longer than wide, with constriction one-third way along, distally rounded.

ADDITIONAL NOTES

Maxilliped 3 exopod minute; pleopod 1 of male 2-articled, second article elongate, triangular, with minute hooks on medial lobe; appendix masculina more robust and twice as long as appendix interna (*fide* Kensley & Heard 1991).

REMARKS

Kensley & Heard (1991) provided a diagnosis of this species and some figures. It is illustrated here in detail as a species typical of the genus. The specimens do not possess the anterior marginal

setal-row on the carapace figured by Kensley & Heard but, instead, have a short row set a little more posteriorly. There are subtle differences between this material and the figures of the holotype, notably in a narrower more upturned rostrum, a longer exopod on maxilliped 3, three rather than two spines on the merus of pereopod 1, and more acute uropodal endopod but because all the material comes from much the same region I hesitate to erect a new species for these specimens.

Two specimens are very damaged but differ slightly from the one figured. They possess a meral spine on maxilliped 3 but this may be broken in the figured specimen and the holotype. There is a second, more posterior setal-row as in the holotype but the figured specimen is damaged in this region.

Meticonaxius capricorni Coelho, 1987
(Fig. 11A)

Meticonaxius sp. – Coelho & Ramos-Porto 1987: 33.

Meticonaxius capricorni Coelho, 1987: 63-69, figs 1-3. – Kensley & Heard 1991: 513.

MATERIAL EXAMINED. — **Brazil.** (23°52'S - 43°11'W), 156 m, (*Almirante Saldanha*, stn 10), 27.III.1972, MZUSP-7113 (holotype, ♀, cl. 22 mm). — Cabo Sao Tomé, 214 m, (*Almirante Saldanha*, stn 9), 11.II.1969, MZUSP-7114 (paratype, ♂, cl. 13 mm).

DISTRIBUTION. — Brazil, 156-214 m depth.

REMARKS

The generic placement of this species was confirmed by examination of the type material. I figure the thoracic sternite 7 and the coxae of pereopod 4 which show a small episternite spine and a condylar surface. The male pleopod 1 is elongate and its second article has a small mesial lobe with minute hooks.

Meticonaxius longispina (Stebbing, 1920)

Axius longispina Stebbing, 1920: 265, 266, 26B, 27 (Crustacea pls 106B, 107).

Meticonaxius ?longispina. – De Man 1925: 5.

Meticonaxius longispina. – Barnard 1950: 500, fig. 93a-c. – Kensley 1981: 30. – Coelho 1987: 63. – Kensley & Heard 1991: 496-514, 516, fig. 13.

MATERIAL EXAMINED. — **South Africa.** 7 miles NNW off Cape Morgan, 126 m, SAM A957 (holotype, sex indeterminate, cl. 10 mm).

DISTRIBUTION. — South Africa; 91-126 m depth.

REMARKS

The generic placement of this species was confirmed by examination of the holotype. Kensley & Heard (1991) figured new material from the same region. The broadly rounded rostrum and moderately truncate telson are diagnostic.

Meticonaxius microps (Bouvier, 1905)

Metaxius microps Bouvier, 1905: 804; 1925: 470-472, fig. 28. – De Man 1925: 1, 2, 8; 1928: 18, 20, 21, 30. – Balss 1925: 210. – Schmitt 1935: 192, fig. 53. – Balss 1957: 1582. – Coelho 1987: 63.

Meticonaxius microps. – Kensley & Heard 1991: 496, 516, fig. 14.

MATERIAL EXAMINED. — **Lesser Antilles.** St Croix, 210 m (*Blake*, stn 123), MCZ (holotype, ♂, cl. 3.6 mm).

DISTRIBUTION. — Caribbean Sea, 186 m depth.

REMARKS

The synonymy of *Metaxius* with *Meticonaxius* was first suggested by de Man (1928) and examination of the type specimen confirmed this. The species is the only one of the genus without pleurobranchs but this is insufficient to warrant resurrection of *Metaxius*. The holotype was refigured by Kensley & Heard (1991). The short rounded rostrum barely exceeding the eyestalks distinguishes this species.

Meticonaxius monodon de Man, 1905

Meticonaxius monodon de Man, 1905: 593; 1925: 54-60, pls 4, 5, figs 10-10t; 1928: 20, 21, 30. – Balss 1925: 210. – Coelho 1987: 63. – Kensley & Heard 1991: 516-519, fig. 15.

Callianassa (*Calliactites*) *coeca* Balss, 1921: 175, 176.

Callianassa (*?Scallasis*) *coeca*. – Balss 1925: 212, 213 (28, 29), fig. 16. – De Man 1928: 30.

MATERIAL EXAMINED. — **Indonesia.** Off NE point of

Java (7°46'S - 114°30.5'E), 330 m (*Siboga*, stn 5), ZMA (holotype of *Meticonaxius monodon* de Man, ♂, not ♀ as stated by de Man, cl. 8 mm, tl. 23 mm).
Tanzania. Dar es Salaam (06°34'S - 39°35'E), 404 m (*Valdivia*, stn 242), 20.III.1899, trawl, ZMB (holotype of *Callianassa* (*Calliactites*) *coeca* Balss, ♂, cl. 9 mm).

DISTRIBUTION. — Tanzania and Indonesia, 330-404 m depth.

REMARKS
The junior synonymy of *Callianassa coeca* and the generic characters of this, the type species, were confirmed. The holotype was reillustrated and the species diagnosed by Kensley & Heard (1991). The species is best recognised by the combination of acute rostrum and moderately truncate, rather than rounded, telson.

Meticonaxius noumea n.sp. (Fig. 11B-K)

MATERIAL EXAMINED. — **New Caledonia.** SSE of Yaté (22°13'S - 167°08'E), 275-320 m (BIOCAL, stn CP110), 9.IX.1985, beam trawl, MNHN Th-1224 (holotype, ♀, cl. 13 mm, in fragments).

DISTRIBUTION. — Off south-eastern corner of main island of New Caledonia, 275-320 m depth.

ETYMOLOGY. — For Nouméa, capital city of New Caledonia (noun in apposition).

DIAGNOSIS
Rostrum acute, as long as eyestalks; longitudinal setal-row indistinct; setal-row of four setae close to anterolateral margin. Eyestalks rounded mesiodistally. Antenna 1 with article 1 longer than rostrum. Antenna 2 with long distinct articulating scaphocerite, about two-thirds length of article 4; article 4 reaching as far as article 3 of antenna 1. Maxilliped 3 exopod minute.
Chelipeds equal; merus with one tooth on lower margin. Pereopod 3 propodus about 1.4 times as long as wide, two oblique setal-rows of fifteen-eighteen setae. Pereopod 4 propodus 1.7 times as long as wide, one oblique setal-row of eleven setae, another submarginal setal-row of five setae on upper margin.
Uropodal endopod 1.2 times as long as wide; exopod subtriangular, 1.7 times as long as wide. Telson a little longer than wide, with clear constriction one-third way along, distally tapering to rounded apex.

REMARKS
Although this specimen is not in good condition it could not be reconciled with any other species. *Meticonaxius noumea* is notable for the short acute rostrum, no longer than the eyestalks, shorter only in *M. spicatus*. The mandibular incisors are figured *in situ* to show their asymmetry. The species is most similar to *M. soelae* Sakai which occurs in the same region but differs in shorter rostrum, spine on merus of pereopod 1, narrower pereopod 1, more oval pereopod 3 propodus, more acute uropodal exopod and shorter telson.

Meticonaxius soelae Sakai, 1992

Meticonaxius soelae Sakai, 1992: 21-25, figs 6-8.

DISTRIBUTION. — Coral Sea, 300 m depth.

REMARKS
The species is very similar to *M. noumea* n.sp., from which it is distinguished above, and to *M. monodon*.

Meticonaxius spicatus n.sp. (Fig. 12)

MATERIAL EXAMINED. — **Caribbean Sea.** 351 m (*Atlantis*, stn 3418), 30.IV.1939, MCZ (holotype, immature ♂, cl. 7.2 mm).

ETYMOLOGY. — From *spica* (L.), a spike, alluding to the nature of the fingers of the cheliped.

DISTRIBUTION. — Caribbean Sea (exact location unknown), 351 m depth.

DIAGNOSIS
Rostrum acute, with broad median carina, shorter than eyestalks; longitudinal setal-row indistinct; setal-row of four setae set back from anterolateral margin; oblique setal-row of eight setae short distance posterior; plus setal-row of three near cervical groove. Eyestalks rounded mesiodistally. Antenna 1 with article 1 longer

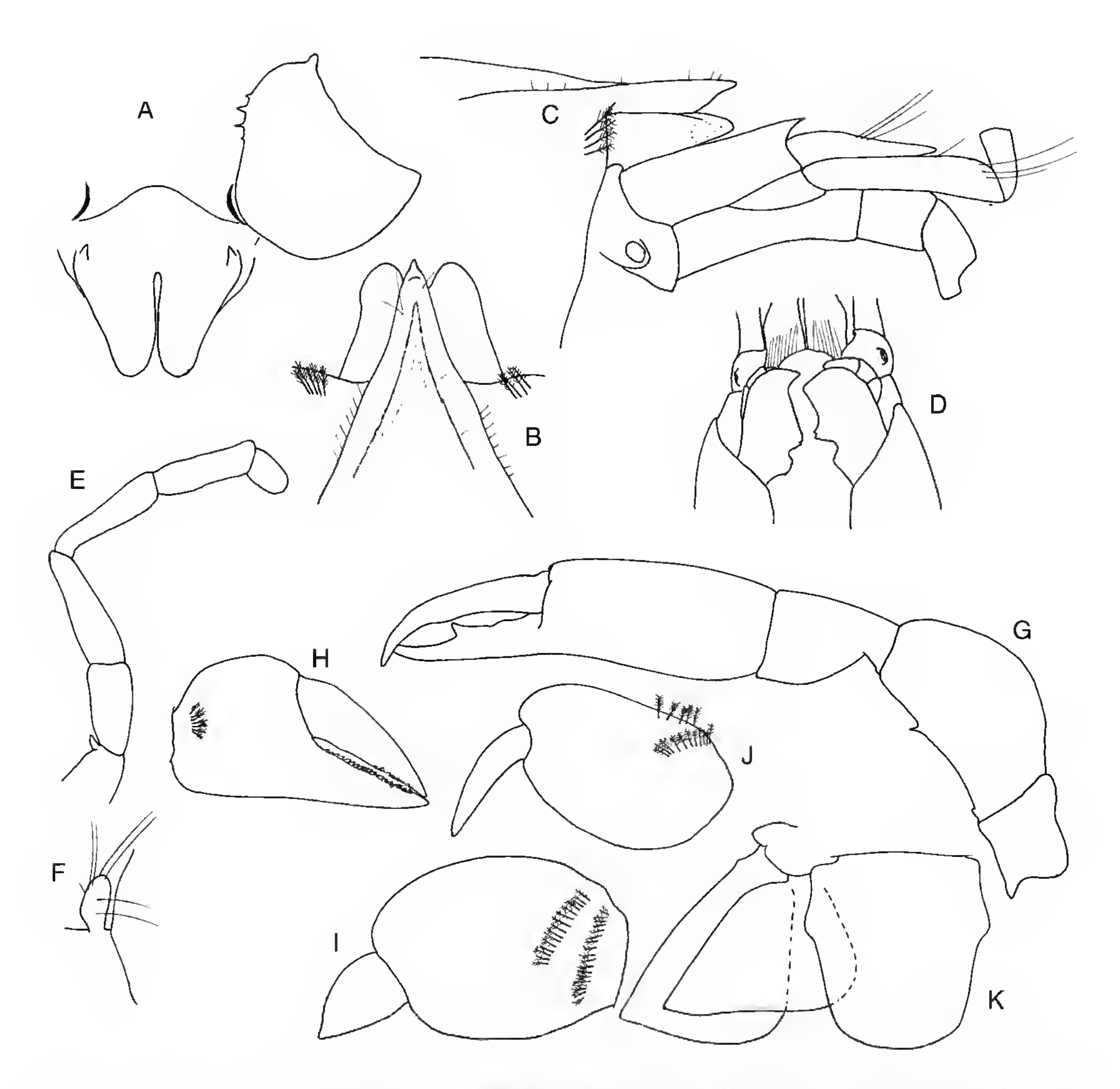


FIG. 11. — *Meticonaxius capricorni* Coelho. **A**, sternum and coxa of pereopod 4, from MZUSP-7114. *Meticonaxius noumea* n.sp. **B**, **C**, dorsal and right view of anterior cephalothorax; **D**, ventral view of mandibular incisors *in situ*; **E**, maxilliped 3; **F**, exopod of maxilliped 3; **G**, right cheliped; **H**, propodus and dactylus of right pereopod 2; **I**, propodus and dactylus of left pereopod 3; **J**, propodus and dactylus of left pereopod 4; **K**, telson and uropod. All figures from holotype.

than eyestalks. Antenna 2 with long distinct articulating scaphocerite, about one-third length of article 4; article 4 reaching beyond article 3 of antenna 1. Maxilliped 3 exopod half length of ischium.

Chelipeds equal; merus unarmed; fixed finger longer than body of propodus, with eight irregular teeth on cutting edge. Pereopod 3 propodus about 1.8 times as long as wide, two oblique setal-rows of five and ten setae. Pereopod 4 propodus twice as long as wide, without oblique setal-row, submarginal setal-row of three setae on upper margin; dactylus with two small spiniform setae.

Uropodal endopod 1.4 times as long as wide; exopod subtriangular, distal width equal to length. Telson a little longer than wide, with clear constriction one-third way along, tapering to distally truncate-convex apex.

REMARKS
Meticonaxius spicatus is distinguished from others in the extreme elongation and dentition of the cheliped fingers, and the very short rostrum.

Meticonaxius sp.

MATERIAL EXAMINED. — **Philippines.** Exact position and depth unknown (*Albatross* stn), USNM not regis-

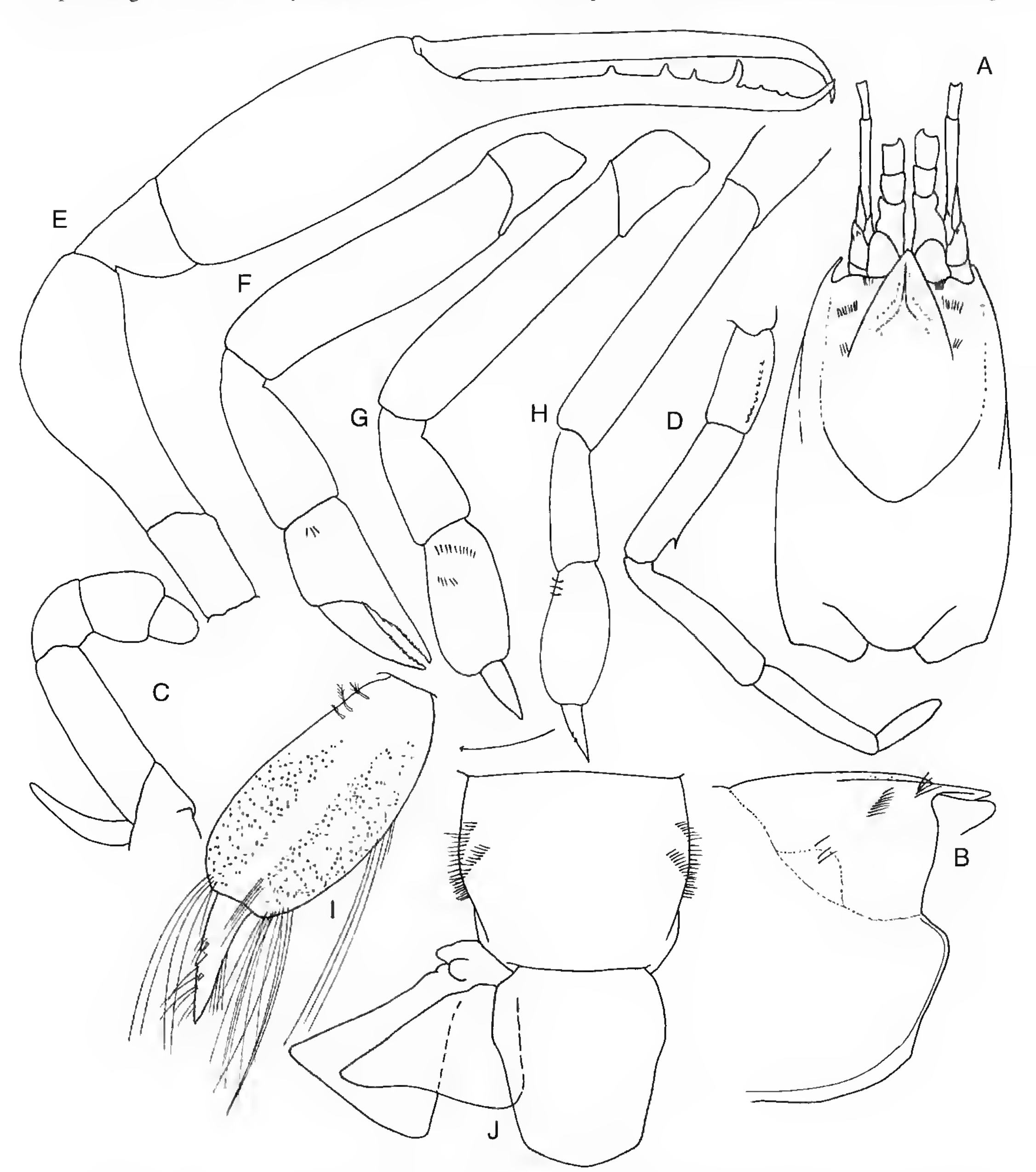


FIG. 12. — *Meticonaxius spicatus* n.sp. **A**, dorsal cephalothorax; **B**, anterior cephalothorax; **C**, maxilliped 2; **D**, maxilliped 3; **E**, left cheliped; **F**, left pereopod 2; **G**, left pereopod 3; **H**, left pereopod 4; **I**, detail of propodus and dactylus; **J**, abdominal somite 6, telson and uropod. All figures from holotype.

tered (damaged specimen without carapace, length of abdomen 62 mm).

Remarks

A single large specimen from the collections of the *Albatross* in the Philippines could be assigned to *Meticonaxius* but was too damaged to be described in sufficient detail to be worthwhile. It does not appear to belong to a known species. Its exact provenance is also uncertain. The specimen is by far the largest individual of the genus so far captured.

Genus *Michelea* Kensley *et* Heard, 1991

Michelea Kensley *et* Heard, 1991: 519.

Type species. — By original designation: *Callianidea vandoverae* Gore, 1987.

Diagnosis

Rostrum obsolete or obscurely dentate, not carinate. Eyes visible in dorsal view. Anterolateral cephalothorax with one longitudinal, one marginal and one vertical setal-row. Abdominal somites 1-5 each with one lateral setal-row, abdominal somite 6 with three pairs of setal-rows of which two are in line along posterior margin; abdominal somites 3-5 with sparse paired dorsal patches of long simple setae. Antenna 1 peduncle article 1 extremely elongate. Antenna 2 scaphocerite small. Maxilliped 1 exopod without second article. Maxilliped 3 with teeth of crista dentata reduced; merus with strong mesial row of setae; exopod exceeding end of ischium. Pereopod 1 fixed finger with bicuspidate blade (sometimes obsolete) about one-third way along. Pereopod 2 fixed finger with few separate spiniform setae; dactylus longer than fixed finger. Pereopods 3 and 4 with lateral spiniform setae on propodus and dactylus. Pereopod 4 propodus with two transverse setal-rows. Pleopods 2-5 with marginal lamellae at least on endopod and frequently on both rami. Uropodal endopod with anterolateral margin not defined, ovate, longer than broad. Uropodal exopod anterolateral margin continuous to apex, ovate, broader than endopod. Telson broader than long, obscurely constricted, distally rounded. Epipods on maxilliped 2 to pereopod 4 weakly developed or absent, podobranchs a single filament, reduced or lost. Branchiae well developed, reduced or absent.

Branchial formula (maximum numbers given, reduced in many species):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	1	1	1	1	1	1	1	-
Podobranch	-	-	1	1	1	1	-	-
Arthrobranch	-	-	2	2	2	2	2	-
Pleurobranch	-	-	-	-	-	-	1	-

Composition

M. abranchiata n.sp.; *M. devaneyi* n.sp.; *M. hortus* n.sp.; *M. lamellosa* Kensley *et* Heard, 1991; *M. lepta* (Sakai, 1987); *M. leura* (Poore *et* Griffin, 1979); *M. microphylla* n.sp.; *M. novaecaledoniae* n.sp.; *M. paraleura* n.sp.; *M. pillsburyi* Kensley *et* Heard, 1991; *M. vandoverae* (Gore, 1987).

Remarks

Michelea is the most distinctive of all micheleid genera. The rostrum is absent but obsolete dentition in *M. vandoverae* suggests derivation from a rostrate ancestor. The uropodal rami are more ovate than in the other genera and the scaphocerite is slightly reduced. The lateral surfaces of the propodus and dactylus of pereopods 3 and 4 bear rows of spiniform setae similar to those seen in many axiid genera; these are not found (with rare exception) in other micheleids.

Most importantly, the pleopods of *Michelea* bear marginal lamellae, at least on the lateral edge of the endopod but usually on margins of both rami. The lamellae are simply ovate in most species but in *M. vandoverae* each lamella has a second distal segmenr.

Branchiae are frequently lost in this genus and the formula given above is for the maximum number of gills. Several grades from partial to total loss of branchiae are seen; in fact a pleurobranch on rhoracic somire 7, usual in other members of the family, is seen in only *M. vandoverae*. Branchial formulae are given for each species. The mouthparts figured for *M. leura* are typical for all members of the genus.

Kensley & Heard (1991) gave a key to the five species then known. The number of described

species is now eleven and another undescribed species is known from an incomplete specimen from Montgomery Reef, northern Western Australia (Queensland Museum, Brisbane, W20365). Identification is probably best made first on geographic likelihood and then comparison with published figures. The species are very similar but some can be easily recognised by the number of branchiae or pleopodal lamellae. However, each species is known from so few specimens that nothing is known of variability in these or other characters.

KEY TO SPECIES OF *Michelea*

1. Gills reduced or absent 2

— Gills well developed or rudimentary only posteriorly 4

2. Pleopods 2-5 with almost 100 lamellae on both rami .... *Michelea lamellosa* (Jamaica)

— Pleopods 2-5 with 20 or fewer lamellae on both rami 3

3. Gills absent; telson as long as wide .... *Michelea abranchiata* (Caribbean Sea)

— Gills minute; telson longer than wide .... *Michelea microphylla* (S Australia)

4. Pleopods 2-5 with 7 or fewer lamellae on endopod only 5

— Pleopods 2-5 with lamellae on both rami 7

5. Telson tapering to truncare apex .... *Michelea lepta* (Japan)

— Telson tapering to sharply rounded apex 6

6. Pleopod 2 endopod without lamellae; antenna 1 articles 2 and 3 third length of article 1 .... *Michelea hortus* (W Australia)

— Pleopod 2 endopod with four lamellae; antenna 1 articles 2 and 3 sixth length of article 1 .... *Michelea novaecaledoniae* (New Caledonia)

7. Pleopods 2-5 with numerous 2-segmented lamellae on both rami .... *Michelea vandoverae* (Caribbean Sea)

— Pleopods 2-5 with 20 or fewer 1-segmented lamellae on both rami 8

8. Pleopod 2 endopod with lamellae on lateral and distal half of medial margin; telson semicircular .... *Michelea leura* (Great Barrier Reef, Australia)

— Pleopod 2 endopod with lamellae on lateral and apical margins only; telson triangular or with truncate apex 9

9. Telson longer than wide; maxilliped 3 merus with strong spine .... *Michelea pillsburyi* (Caribbean coast of Panama)

— Telson as long as wide; maxilliped 3 merus with weak spine 10

10. Telson tapering to rounded apex ....
.... *Michelea paraleura* (Great Barrier Reef, Australia)

— Telson tapering to truncate-angled apex .... *Michelea devaneyi* (Marshall Islands)

Michelea abranchiata n.sp.
(Figs 13, 14)

MATERIAL EXAMINED. — **Caribbean Sea.** British West Indies, Barbuda, Spanish Point (17°41'N - 61°48'W), shore (Smithsonian Bredin Expedition, stn 122a.58), 28.IV.1958, USNM 122447 (holotype, ♂, cl. 3.3 mm, tl. 16 mm, with 1 slide). — Puerto Rico, 23.VI.1915, USNM 3664 (paratype, ♂, cl. 4.3 mm; tl. 19 mm).

ETYMOLOGY. — The specific name alludes to the absence of gills.

DISTRIBUTION. — Caribbean Sea; intertidal.

DESCRIPTION

Cephalothorax 0.21 total length; rostrum flat, narrowly produced, about half as long as eyestalks; cervical groove weakly defined, dorsally reaching 0.6 length of cephalothorax; longitudinal setal-row level with lateral margin of eyestalk, of seven setae; marginal setal-row of five setae at base of eyestalk; lateral setal-row of six setae.
Abdominal somite 1 with dorsolateral setal-rows

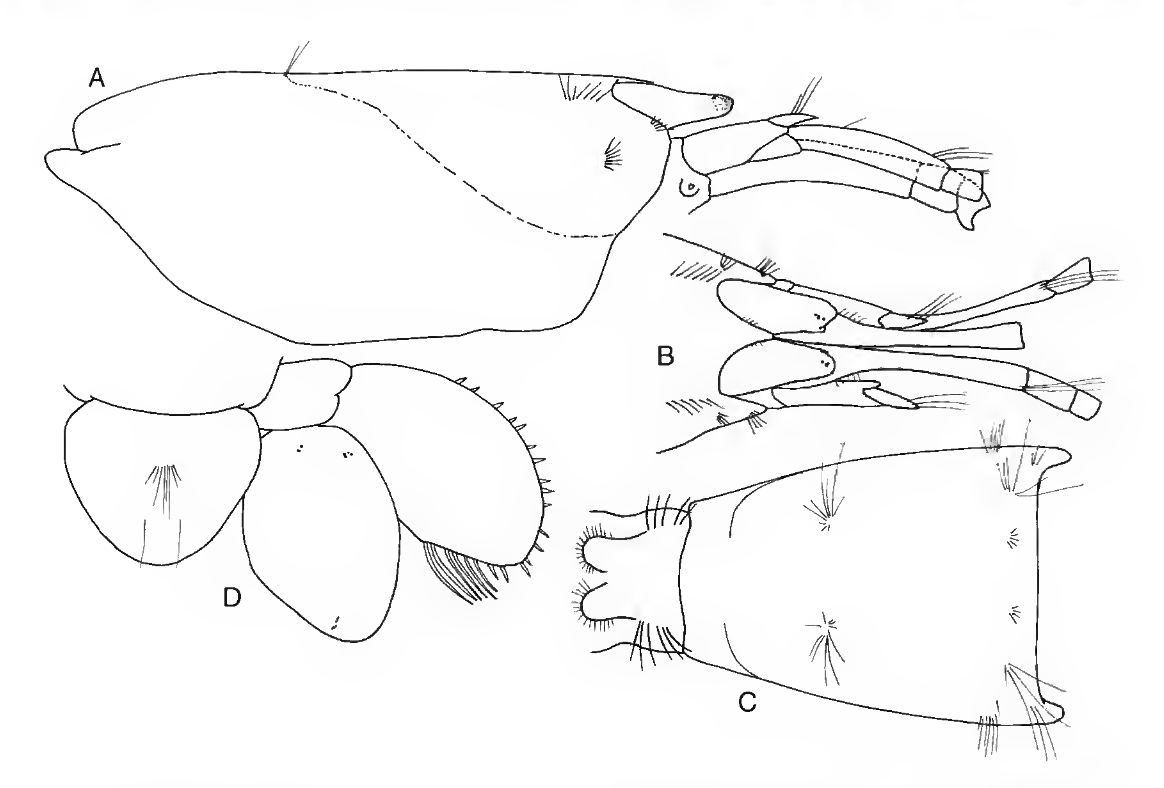


FIG. 13. — *Michelea abranchiata* n.sp. **A**, cephalothorax; **B**, anterior cephalothorax; **C**, abdominal somites 1 and 2; **D**, telson and uropod. All figures from holotype.

of six setae. Abdominal somites 2-5 with transverse setal-rows of nine, six, six, six setae respectively. Abdominal somite 6 without marginal setal-row along edge of pleuron, oblique setal-row of about six setae, and transverse setal-row of about five+four setae in two groups. All abdominal somites with groups of long setae dorsally.

Eyestalks slightly flattened, with small distomesial lobe; cornea distal.

Antenna 1 with elongate waisted article 1, about 0.4 length of cephalothorax; article 2 longer than 3, together about 0.3 length of article 1. Antenna 2 with distinct articulating acicle, about half length of article 2; article 4 reaching almost to end of peduncle of antenna 1; article 5 short.

Maxilliped 1 epipod lobes reduced, equal. Maxilliped 2 exopod minute; epipod minute. Maxilliped 3 ischium with obsolete crista dentata of eight blunt teeth; merus without mesial tooth; exopod with flagellum reaching to base of merus; epipod absent.

Chelipeds with ischium with weak lower tooth; merus with weak tooth on slightly convex lower margin, upper margin convex; carpus unarmed; propodus swollen proximally and tapering; fixed finger 0.4 length of propodus, its cutting edge obsoletely toothed; dactylus curved evenly, with sinuous cutting edge, equal to fixed finger.

Pereopod 2 essentially as in *M. leura*.

Pereopod 3 propodus 2.2 times as long as wide, with four spiniform setae on lower margin, clusters of two and three spiniform setae distally on mesial face; dactylus with two spiniform setae on upper-mesial margin.

Pereopod 4 propodus 3.0 times as long as wide, weakly aligned transverse rows of spiniform setae on mesial face, concentrated near margins and strongest on lower margin and distally, and two transverse setal-rows of four and two setae; dactylus with five spiniform setae on upper-mesial margin.

Pleopod 1 of male, second article a rounded-triangular distal blade. Pleopod 2 of male endopod with twelve marginal lamellae distally and laterally; appendix interna club-shaped, 2.5 times as long as wide; appendix masculina 3 times as long as appendix interna; exopod with about ten lamellae distolaterally. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2.

Uropodal endopod ovate, 1.6 times as long as wide, without blade-like setae; exopod ovate, 1.7 times as long as wide, with lateral row of spiniform setae becoming longer and blade-like mesially. Telson 0.75 times as long as wide, distally tapering to rounded apex.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	r	r	-	-	-	-	-	-

Remarks

Michelea abranchiata is notable for the complete absence of gills and takes one step further the reduction seen in *M. microphylla* from Australia and *M. lamellosa* Kensley et Heard from Jamaica.

Michelea devaneyi n.sp.
(Fig. 15)

Material examined. — **Marshall Islands.** N of Sand Island (near Eniwetok Island), Eniwetok Atoll (11°30'S - 162°15'E), under rock on sand, 2 m, A. D. Havens, 10.VIII.1968, MNHN Th-1305 (holotype, ovigerous ♀, cl. 7.5 mm, tl. 33 mm). — Rigili, Eniwetok Atoll (11°30'S - 162°15'E), D. M. Devaney, 25.II.1957, MNHN Th-1307 (paratype, ♂, cl. 3.9 mm, tl. 15 mm); same locality (59/16) 21 July, D. M. Devaney, MNHN Th-1306 (paratype, ♀, cl. 6.5 mm, tl. 29 mm).

Etymology. — For the late D. M. Devaney who collected and donated the paratypic specimens.

Distribution. — Marshall Islands, subtidal.

Description

Cephalothorax 0.23 total length; rostrum flat, broad, about third as long as eyestalks; cervical groove very weakly defined, reaching 0.6 length of cephalothorax; longitudinal setal-row level with lateral margin of eyestalk, of nine setae; marginal setal-row of six setae at base of eyestalk; lateral setal-row of six setae.

Abdominal somite 1 with dorsolateral setal-rows of twelve setae. Abdominal somites 2-5 each with transverse setal-row of about seven setae. Abdominal somite 6 without marginal setal-row along edge of pleuron, oblique setal-row of about seven setae, and transverse setal-row of about

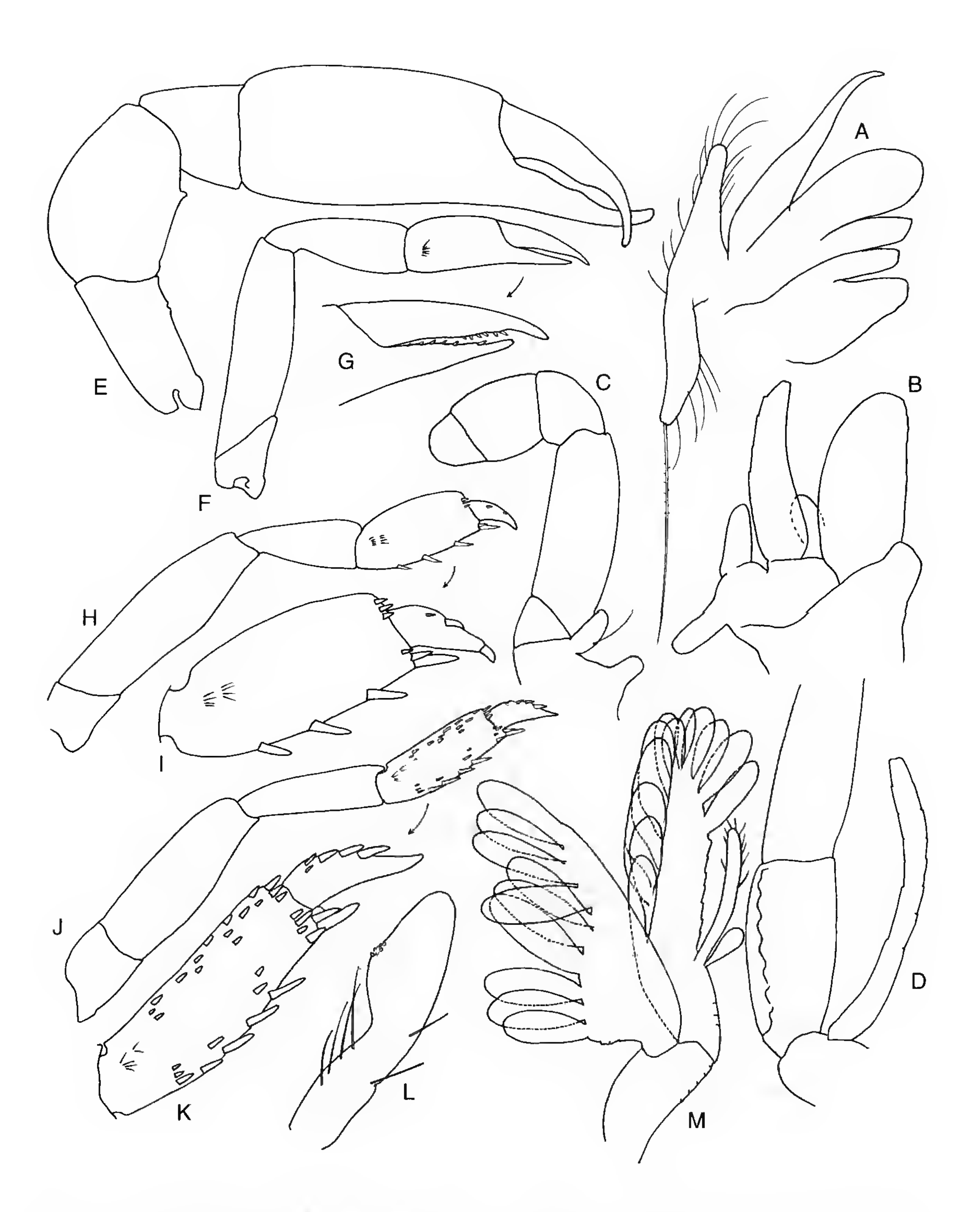


FIG. 14. — *Michelea abranchiata* n.sp. **A**, maxilla 2; **B**, maxilliped 1; **C**, maxilliped 2; **D**, ischium and exopod of maxilliped 3; **E**, left cheliped; **F**, right pereopod 2; **G**, details of fingers; **H**, right pereopod 3; **I**, propodus and dactylus; **J**, right pereopod 4; **K**, propodus and dactylus; **L**, ♂ pleopod 1; **M**, ♂ pleopod 2. Figures A-C, L, M from holotype; others from USNM 3664.

five+six setae in two groups. All abdominal somites with groups of long setae dorsally.
Eyestalks slightly flattened, cornea distolateral.
Antenna 1 with elongate waisted article 1, about 0.6 length of cephalothorax; articles 2 and 3 equal, together about 0.3 length of article 1.
Antenna 2 with distinct articulating acicle, almost as long as article 2; article 4 reaching almost to end of article 2 of antenna 1; article 5 short.
Maxilliped 1 epipod lobes narrow, proximal lobe longer. Maxilliped 2 exopod 0.4 length of merus; epipod well-developed. Maxilliped 3 ischium with obsolete crista dentata of ten blunt teeth; merus with mesial tooth; exopod with flagellum reaching to middle of merus; epipod present.
Chelipeds equal; ischium with weak lower tooth; merus with weak tooth on slightly convex lower margin, upper margin convex proximally; carpus unarmed; propodus swollen proximally and tapering; fixed finger 0.4 length of propodus, its cutting edge moderately toothed; dactylus curved apically.
Pereopod 2 essentially as in *M. leura* but with nine spiniform setae on fixed finger, six on dactylus.
Pereopod 3 propodus 2.3 times as long as wide, with five spiniform setae on lower margin, clusters of three and four spiniform setae distally on mesial face; dactylus with four spiniform setae on upper-mesial margin.
Pereopod 4 propodus 3.6 times as long as wide, with about six weakly aligned transverse rows of spiniform setae on mesial face, concentrated near margins and strongest on lower margin and distally, and two transverse setal-rows of four and five setae; dactylus with nine spiniform setae on upper-mesial margin.
Pleopod 1 of male with a triangular distal blade.
Pleopod 2 of male endopod with three marginal lamellae distally and five proximolaterally; appendix interna linear, 10 times as long as wide; appendix masculina twice as long as appendix interna; exopod with one distal lamella.
Pleopod 1 of female weakly divided into two articles, second longer and with marginal setae.
Pleopod 2 of female endopod with three-four marginal lamellae distally and six-ten proximolaterally, appendix interna broad, 4 times as long as wide, with apical lobe; exopod with five-six lamellae distolaterally. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2 of female.
Uropodal endopod broadly ovate, 1.3 times as long as wide, without blade-like setae, with minute apical spine; exopod ovate, 1.7 times as long as wide, with lateral row of minute spiniform setae. Telson 0.9 times as long as wide, distally with a broadly angled apex.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	1	1	1	1	r	r	r	-
Podobranch	-	-	f	f	f	f	-	-
Arthrobranch	-	-	1	2	2	2	2	-

Epipods broader anteriorly than posteriorly; podobranchs filamentous (f).

REMARKS
This species has unusual pleopods on which the lamella are grouped distally and laterally. There is some size-related differences in the number of lamella between individuals. The characteristic form of the mandibular incisor, typical of the genus, is figured for this species. The exopod of maxilliped 2 is better developed, reaching almost halfway along the merus, in *M. devaneyi* than in other species.

Michelea hortus n.sp.
(Fig. 16)

MATERIAL EXAMINED. — **Western Australia.** 1.5 miles W of S end of Garden Island (32°12'S - 115°40'E), R. W. George on *Bluefin*, 13.VIII.1962, WAM 57-75 (holotype ♀, cl. 3.6 mm, tl. 14.3 mm, with pereopods 1, left pereopod 2, right pereopod 5).

ETYMOLOGY. — From *hortus* (L.), a garden, alluding to the type locality (noun in apposition).

DISTRIBUTION. — South Western Australia; shelf.

DESCRIPTION
Cephalothorax 0.25 total length; rostrum flat, about 0.6 length of eyestalks; cervical groove weakly defined, reaching 0.55 length of cephalothorax; longitudinal setal-row level with middle of eyestalk, of six setae; marginal setal-row of two setae; two lateral setal-rows each of two setae.

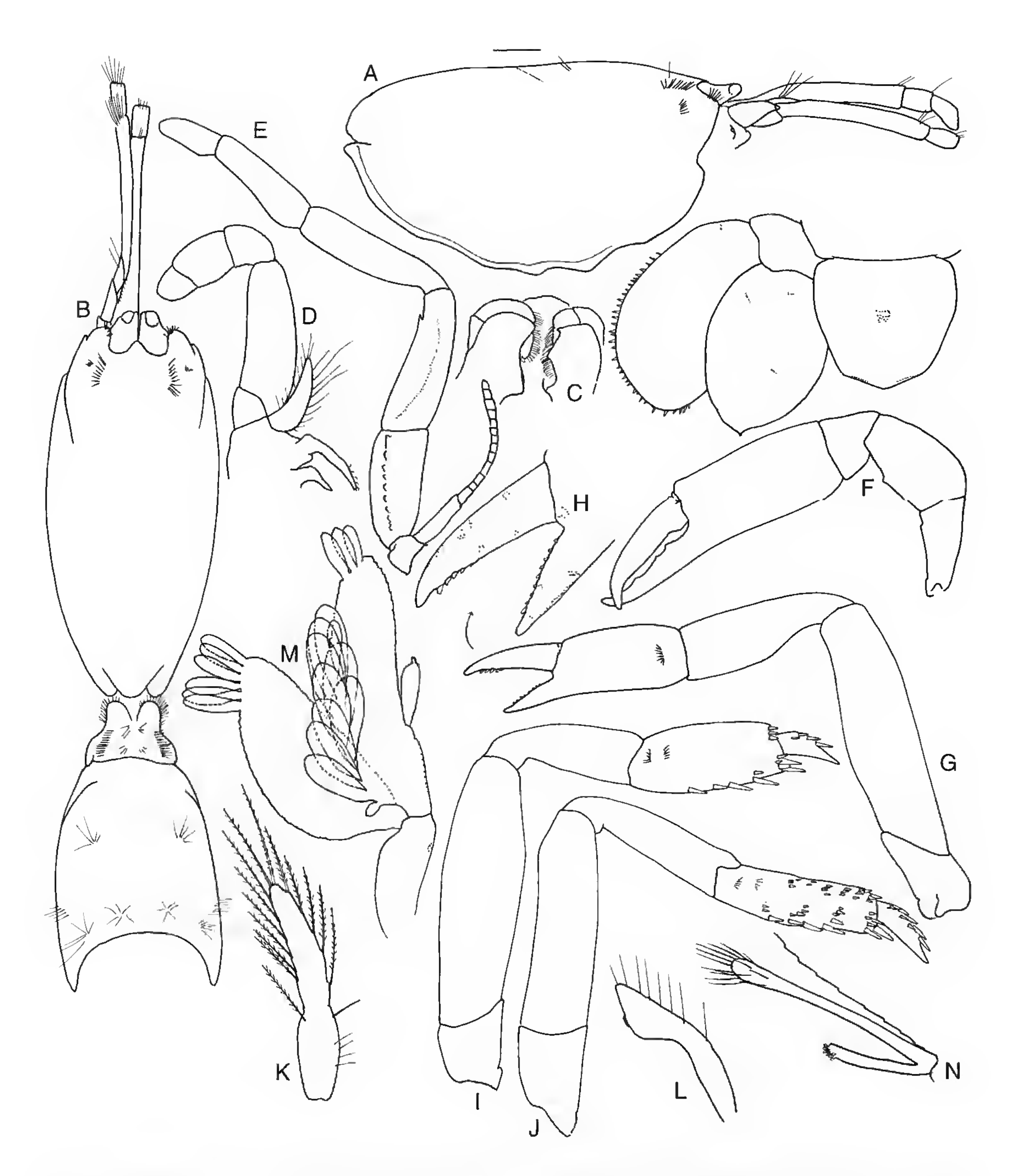


FIG. 15. — *Michelea devaneyi* n.sp. **A**, cephalothorax; **B**, cephalothorax, abdominal somites 1 and 2; **C**, mandibles *in situ*; **D**, maxilliped 2; **E**, maxilliped 3; **F**, right cheliped 1; **G**, left pereopod 2; **H**, details of fixed fingers; **I**, right pereopod 3; **J**, right pereopod 4; **K**, ♀ pleopod 1; **L**, ♂ pleopod 1; **M**, ♀ pleopod 2; **N**, ♂ appendices interna and masculina. Figures L, N, from MNHN Th-1307; all others from holotype.

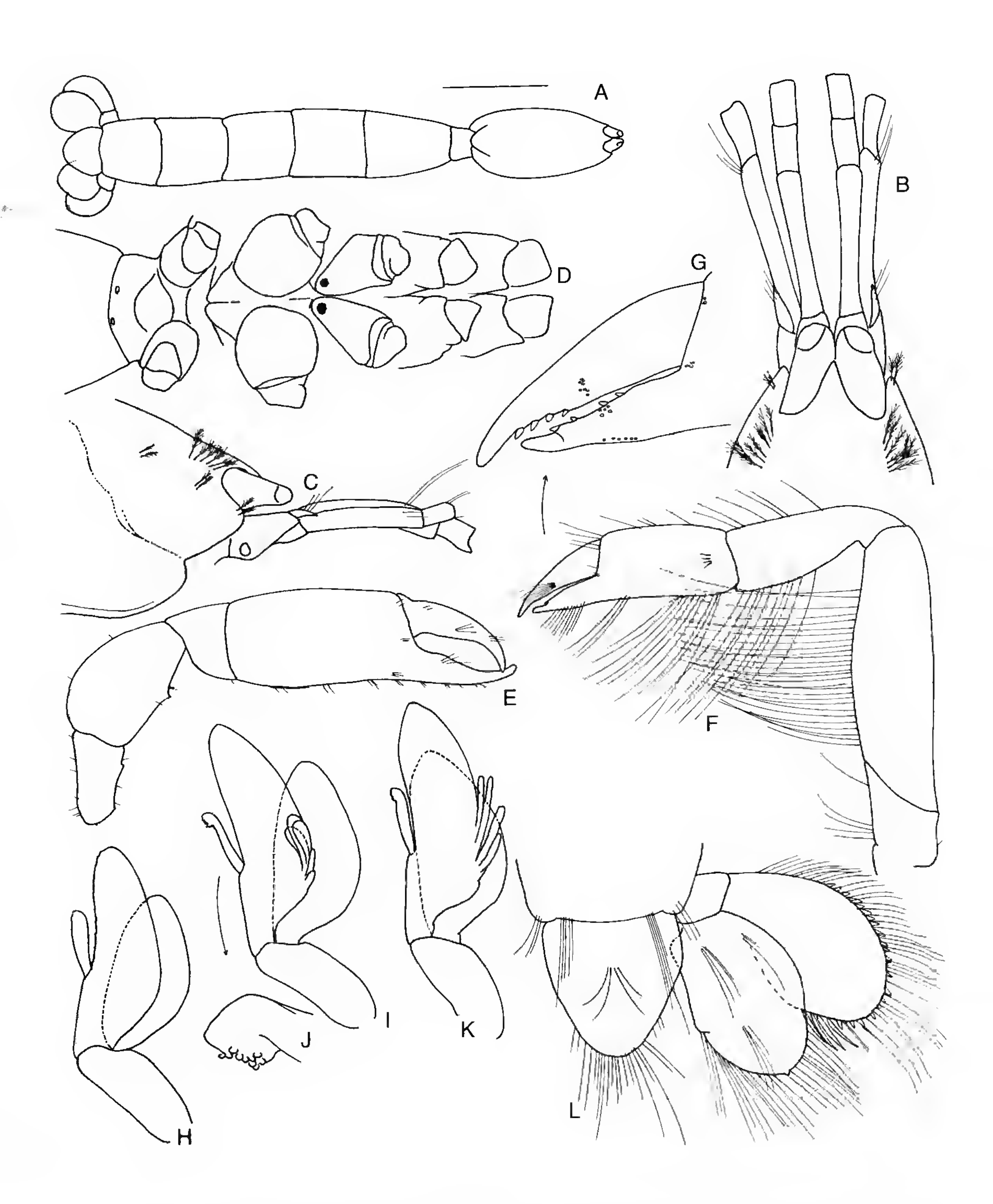


FIG. 16. — *Michelea hortus* n.sp. **A**, habitus sketch; **B**, **C**, anterior of cephalothorax; **D**, sternum and coxae of pereopods 1-5, abdominal somite 1; **E**, right cheliped; **F**, left pereopod 2; **G**, detail of fingers; **H**, pleopod 2; **I**, pleopod 3; **J**, detail of appendix interna; **K**, pleopod 4; **L**, telson and uropod. All figures from holotype.

Abdominal somite 1 with dorsolateral setal-row of four setae. Abdominal somite 2 with transverse setal-row of ten setae. Abdominal somites 3-5 with transverse setal-rows of five-six setae. Abdominal somite 6 without marginal setal-row along edge of pleuron, oblique setal-row of about six setae, and transverse setal-row of about three+three setae in two groups. All abdominal somites with groups of long setae dorsally.

Eyestalks slightly flattened, cornea distolateral.

Antenna 1 with elongate waisted article 1, about half as long as cephalothorax; articles 2 and 3 subequal, each about one-third length of article 1. Antenna 2 with distinct articulating acicle, about 0.3 length of article 2; article 4 reaching beyond article 2 of antenna 1; article 5 short.

Maxilliped 1 epipod as in *M. leura*. Maxilliped 2 exopod minute; epipod reduced. Maxilliped 3 ischium with obsolete crista dentata; merus with mesial tooth; carpus-dactylus longer than ischium-merus, widest point of carpus 0.3 carpal length; exopod with flagellum reaching to middle of merus; epipod narrow, with rudimentary podobranch.

Chelipeds equal; ischium with weak lower tooth; merus with weak tooth on convex lower margin, upper margin strongly convex; carpus unarmed; propodus swollen proximally and tapering; fixed finger 0.3 length of propodus, its cutting edge with obsolete teeth, curved apically; dactylus curved apically, equal to fixed finger.

Pereopod 2 essentially as in *M. leura* but with three spiniform setae on fixed finger, four on dactylus.

Pereopods 3-4 unknown.

Pleopod 1 of female of two short articles. Pleopod 1 of male unknown. Pleopod 2 without marginal lamellae; appendix interna 4 times as long as wide. Pleopods 3-5 with five, four, five lamellae respectively proximolaterally on endopod; appendix interna narrower than on pleopod 2; exopod without lamellae.

Uropodal endopod broadly ovate, 1.4 times as long as wide, with minute apical tooth and small medial lobe; exopod 1.6 times as long as wide, with short spiniform setae laterally and distally. Telson about as long as wide, distally tapering to rounded apex.

Branchial formula (r = rudimentary; f = filamentous):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	1	1	1	1	1	1	1	-
Podobranch	-	-	f	f	f	f	-	-
Arthrobranch	-	1	1+r	2	2	2	2	-

REMARKS

The species is similar to *M. novaecaledoniae* and *M. lepta* in the paucity of lamellae on the pleopods but differs slightly in this regard and in proportions of limbs.

Michelea lamellosa Kensley *et* Heard, 1991

Michelea lamellosa Kensley *et* Heard, 1991: 496, 519-522, figs 16, 17.

DISTRIBUTION. — Jamaica; 24 m depth.

REMARKS

The species was described in detail by its authors and is notable for the reduction in number and size of branchiae. It is one of few micheleid species with two long setae on the maxilla 2 scaphognathite.

Michelea lepta (Sakai, 1987)

Callianidea lepta Sakai, 1987: 300-302, fig. 3.

Michelea lepta. – Kensley & Heard 1991: 519.

DISTRIBUTION. — Okinawa, Japan; intertidal.

REMARKS

M. lepta is without lamellae on the pleopodal exopods and is therefore similar to *M. hortus* from Western Australia. The latter has even fewer lamellae and differs in the shape of telson and uropods. No material of *M. lepta* has been seen by me.

Michelea leura (Poore *et* Griffin, 1979)
(Figs 17-19)

Callianidea leura Poore *et* Griffin, 1979: 281-284, figs 40, 41 (in part). – Sakai 1984: 104.

Michelea leura. – Kensley & Heard 1991: 519.

MATERIAL EXAMINED. — **Australia.** Queensland,

Masthead Island, Capricorn Group (23°25'S - 151°55'E), AM P25294 (holotype, ovigerous ♀, cl. 6.0 mm, tl. 25.8 mm). — Queensland, low water under dead coral blocks, Junes Reef flat, Heron Island, Capricorn Group (23°25'S - 151°55'E), 23.IX.1976, MNHN Th-642 (juvenile ♀, cl. 4.0 mm, tl. 14.8 mm).

DESCRIPTION OF HOLOTYPE

Cephalothorax 0.25 total length, about 1.4 times as deep as wide; rostrum flat, slightly depressed distally, as long as broad at base, less than half as long as eyestalks; cervical groove weakly defined, reaching 0.6 length of cephalothorax; dorso-posterior margin narrowly produced to rounded lobe, separated from posterolateral margins which are ridged and setose; longitudinal setal-row level with lateral margin of eyestalk, of seven setae; marginal setal-row of nine setae at base of eyestalk; lateral setal-row of six setae.

Abdominal somite 1 narrower than second, with anterolateral lobes overlying posterolateral margins of cephalothorax; pleuron weakly rounded;

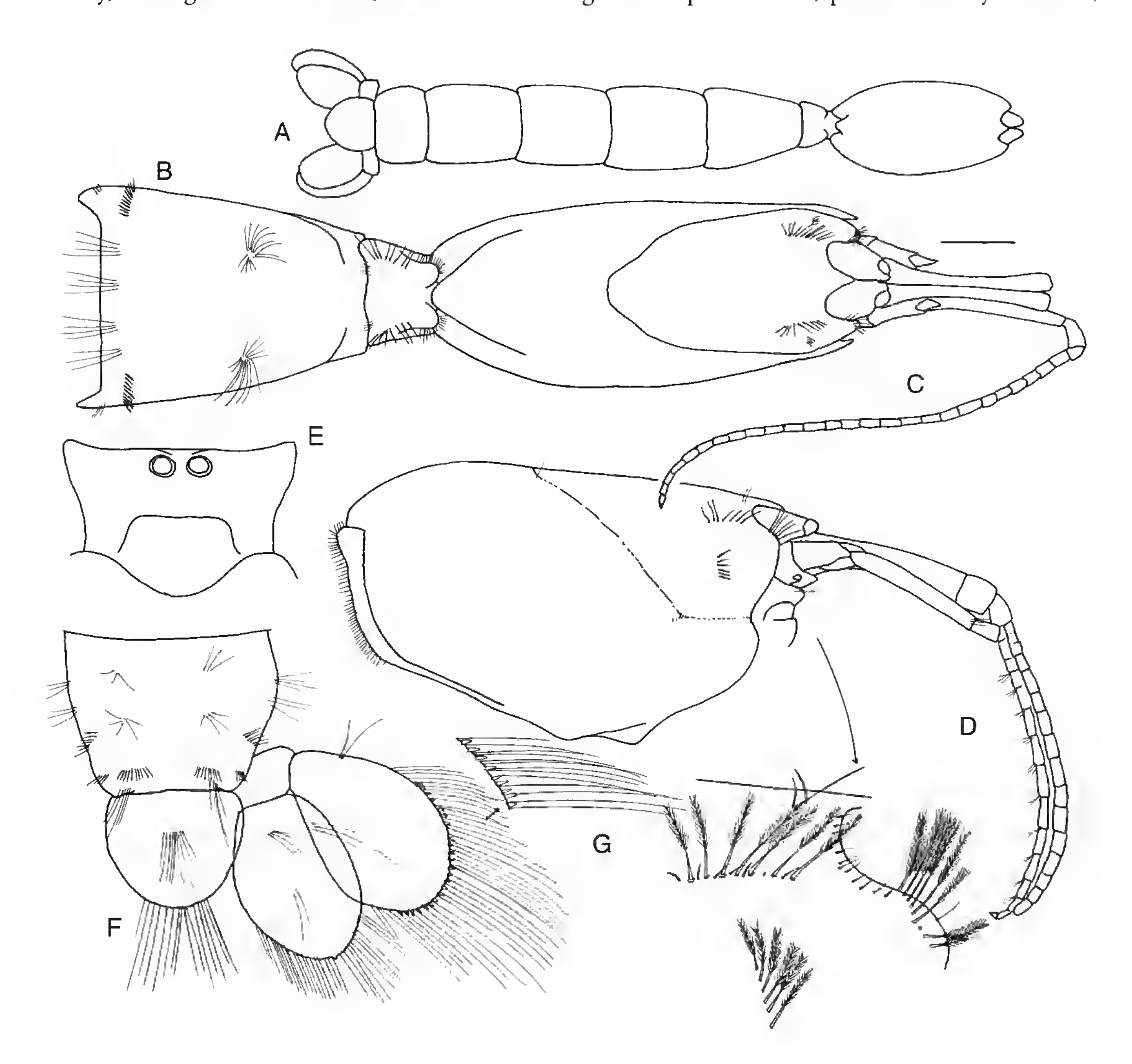


FIG. 17. — *Michelea leura* (Poore *et* Griffin, 1979). **A**, habitus sketch; **B**, cephalothorax and abdominal somites 1 and 2; **C**, cephalothorax; **D**, detail of anterolateral setal-rows; **E**, ventral view of abdominal somite 1; **F**, abdominal somite 6, telson and uropod; **G**, setae on margin of uropodal exopod. All figures from holotype.

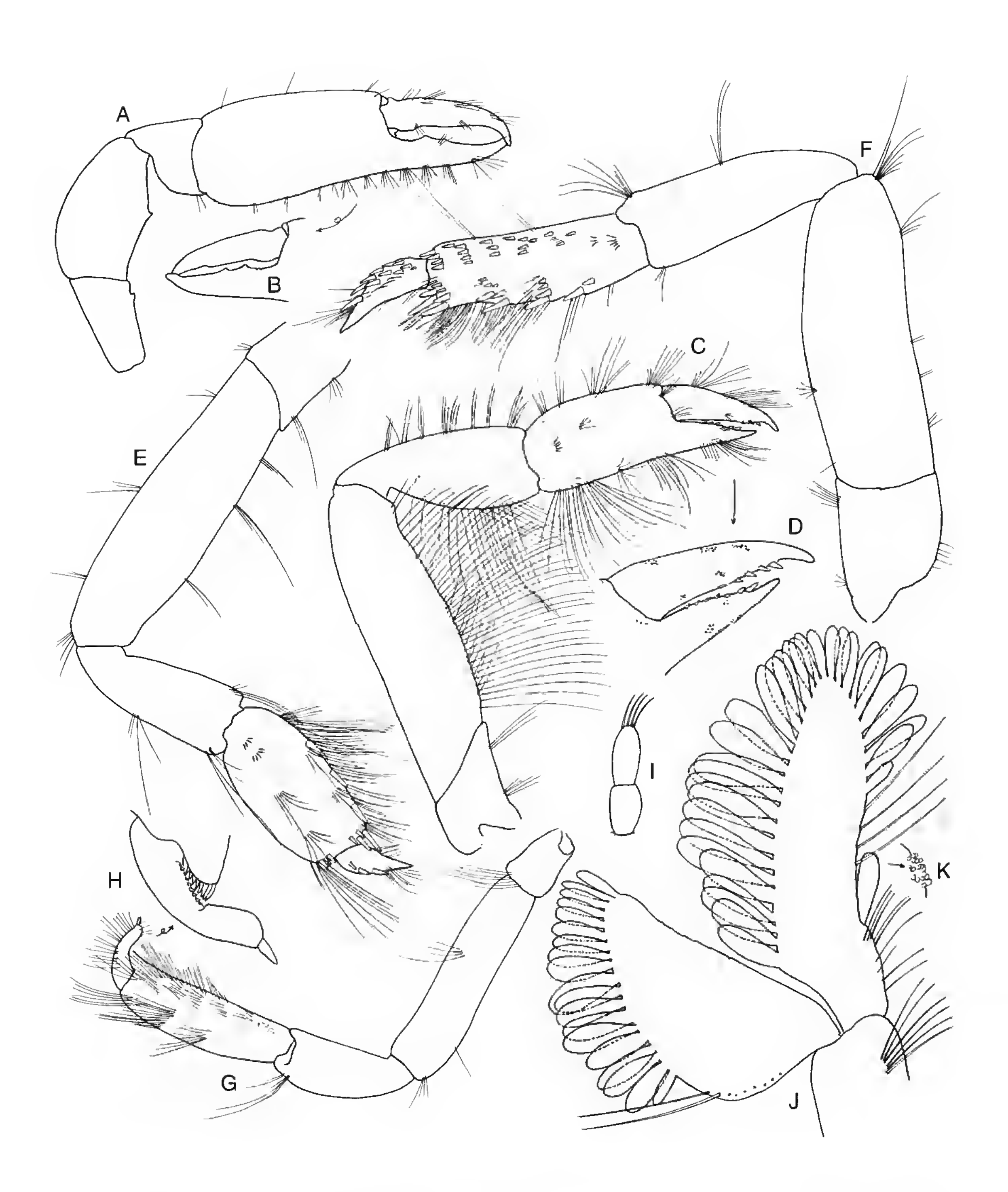


Fig. 18. — *Michelea leura* (Poore *et* Griffin, 1979). **A**, left cheliped and **B**, details of fingers; **C**, right pereopod 2; **D**, fingers of left pereopod 2; **E**, left pereopod 3; **F**, left pereopod 4; **G**, right pereopod 5; **H**, details of fingers; **I**, ♀ pleopod 1; **J**, ♀ pleopod 2; **K**, detail of appendix interna. All figures from holotype.

dorsolateral setal-rows of eight setae. Abdominal somite 2 2.7 times as long as first, pleuron weakly overlapping first somite; transverse setal-row of ten setae. Abdominal somite 6 with marginal setal-row along edge of pleuron, oblique setal-row of about eight setae, and transverse setal-row of about four+ten setae in two groups. All abdominal somites with groups of long setae dorsally.
Eyestalks slightly flattened, cornea distolateral.
Antenna 1 with elongate waisted article 1, almost half as long as cephalothorax; articles 2 and 3 subequal, each about 0.2 length of article 1; flagella each of about fifteen articles, longer than peduncle. Antenna 2 with distinct articulating acicle, about half length of article 2; article 4 reaching just beyond article 1 of antenna 1; article 5 short; flagellum almost twice as long as peduncle. Mandible incisor process with smooth cutting edge, excavate on right, broadly acute on left (see Fig. 19C). Maxilla 2 endopod tapering; scaphognathite with one long posteriorly-directed seta. Maxilliped 1 with endopod 0.3 length of basal endite, exopod longer than endite, epipod lobes narrow, proximal lobe longer. Maxilliped 2 exopod minute; epipod well-developed. Maxilliped 3 ischium with obsolete crista dentata of eleven blunt teeth; merus with mesial tooth; ischium-merus with dense mesial rows of long setae; carpus-dactylus longer than ischium-merus, widest point of carpus 0.3 carpal length; exopod with flagellum reaching to base of merus; epipod narrow, bent, with filamentous podobranch.
Chelipeds equal; ischium with weak lower tooth; merus with weak tooth on slightly convex lower margin, upper margin strongly convex, especially proximally; carpus unarmed; propodus swollen proximally and tapering; fixed finger 0.4 length of propodus, its cutting edge with two obsolete teeth on proximal half; dactylus cutting edge irregular, curved distally, equal to fixed finger.
Pereopod 2 merus-propodus with lower marginal rows of long setae; carpus 0.6 length of merus; propodus little longer than carpus with setal-row of five short setae; fixed finger cutting edge with seven well-spaced spiniform setae; dactylus longer than fixed finger, with five spiniform setae on distal half of cutting edge, tip curved.
Pereopod 3 propodus twice as long as wide, with four spiniform setae on lower margin, two clusters of three spiniform setae distally on mesial face, and two transverse setal-rows of four and five setae; dactylus with three spiniform setae on upper-mesial margin.
Pereopod 4 propodus 2.8 times as long as wide, four-six weakly aligned transverse rows of spiniform setae on mesial face, concentrated near margins and strongest on lower margin and distally, and two transverse setal-rows of five and three setae; dactylus with about eleven spiniform setae in weak rows on upper-mesial margin.
Pereopod 5 weakly chelate; dactylus with nine short spiniform setae closing on eight longer spiniform setae, with a strong apical spiniform seta.
Pleopods 1 of female nearly midventral, 2-articled. Pleopod 2 endopod with thirty-one marginal lamellae along distal third on mesial margin, distally and laterally; appendix interna 3 times as long as wide; exopod twice as long as wide, inner margin straight, lateral margin convex, nineteen lamellae distolaterally. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2.
Uropodal endopod ovate, 1.2 times as long as wide, with a minute distal tooth; exopod ovate, 1.6 times as long as wide, with marginal short spiniform setae distally. Telson length 0.8 times width, proximally parallel-sided, distally semicircular.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	1	1	1	1	r	r	r	-
Podobranch	-	-	f	f	f	f	-	-
Arthrobranch	-	-	1	2	2	2	2	-

Epipods broader anteriorly than posteriorly; podobranchs filamentous (f).

Colour
White. Abdomen, telson and uropodal endopod translucent with red lateral edges. Cornea dark brown. Red spot on distal end of peduncle of antenna 2 and on maxillipedal carpus. Intestine yellow (from notes made by A. J. Bruce on Th.-642).

REMARKS
There are several fundamental differences between the holotype and the paratype of this spe-

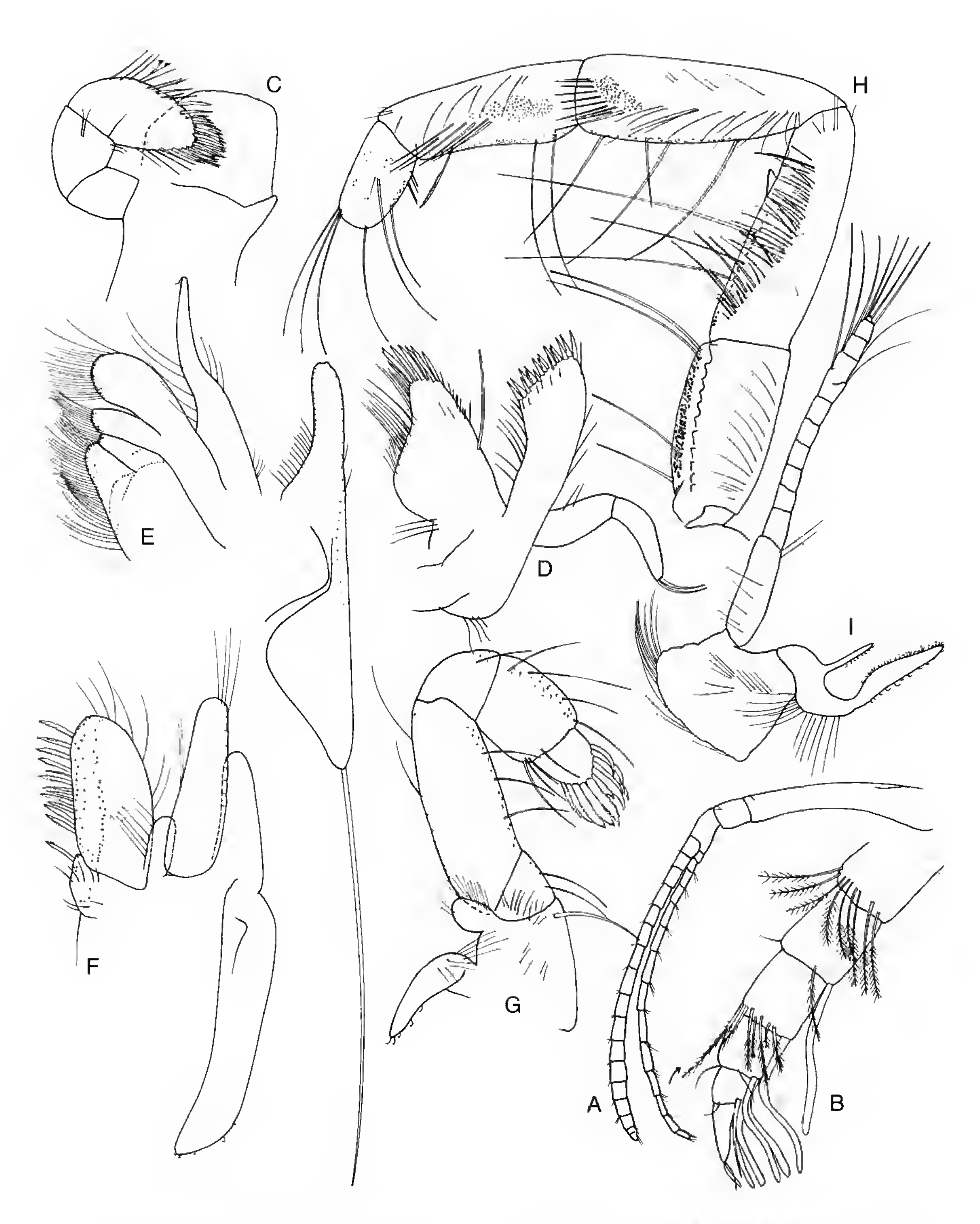


FIG. 19. — *Michelea leura* (Poore *et* Griffin, 1979). **A**, antenna 1 and **B**, detail of tip of flagellum; **C**, right mandible; **D**, maxilla 1; **E**, maxilla 2; **F**, maxilliped 1; **G**, maxilliped 2; **H**, maxilliped 3; **I**, basis, exopod, epipod and podobranch of maxilliped 3. All figures from holotype.

cies which are now considered to belong to two species. A third specimen from the Capricorn Group, southern Great Barrier Reef, near the type locality, resembles the holotype and is assigned to *M. leura*. Another, from the northern Great Barrier Reef, is more similar to the paratype which also comes from this region and the two are described as a new species, *M. paraleura*. Body proportions of the new species are different, abdominal somite 2 is proportionally longer (about 4 times as long as abdominal somite 1, *cf.* 2.7 times in the holotype). More importantly, both uropodal rami are rimmed with rows of closely-set spiniform setae of which some are blade-like as, for example, in *M. microphylla*.

This species is illustrated in the greatest detail in this contribution but the male is unknown. It is most easily recognised by the combination of numerous pleopodal lamellae and relatively short telson.

Michelea microphylla n.sp.
(Figs 20, 21)

MATERIAL EXAMINED. — **Australia.** Victoria, Western Port, Crib Point (38°19.92'S - 145°13.95'E), Marine Studies Group, February 1972, sand/gravel, 19 m, grab (stn CPBS 52N), NMV J1263 (holotype, juvenile ♂, cl. 4.0 mm, tl. 12.8 mm).

ETYMOLOGY. — From *micros*, small and *phyllos*, leaf (Gk), alluding to the small gills.

DISTRIBUTION. — Victoria, Australia; 19 m depth.

DESCRIPTION

Cephalothorax 0.3 total length; rostrum flat, narrowly acute distally, about two-thirds as long as eyestalks; cervical groove weakly defined posteriorly only, reaching 0.55 length of cephalothorax; longitudinal setal-row level with lateral margin of eyestalk, of five setae; marginal setal-row of five setae at base of eyestalk; lateral setal-row of five setae.

Abdominal somite 1 with dorsolateral setal-rows of six setae. Abdominal somites 2-5 each with transverse setal-row of about nine setae. Abdominal somite 6 without marginal setal-row along edge of pleuron, oblique setal-row of about six setae, and transverse setal-row of about five + four setae in two groups. All abdominal somites with groups of long setae dorsally.

Eyestalks slightly flattened, cornea vestigial.

Antenna 1 with long waisted article 1, about one-third as long as cephalothorax; articles 2 and 3 subequal, each about 0.3 length of article 1. Antenna 2 with distinct articulating acicle, about half length of article 2; article 4 reaching to end of peduncle of antenna 1; article 5 short.

Maxilliped 1 epipod lobes narrow, proximal lobe shorter. Maxilliped 2 exopod minute; epipod reduced. Maxilliped 3 ischium with obsolete crista dentata of seven blunt teeth; merus without mesial tooth; ischium-merus with sparse mesial rows of long setae; carpus-dactylus longer than ischium-merus, widest point of carpus 0.3 carpal length; exopod with flagellum reaching to base of merus; epipod narrow, without podobranch.

Chelipeds equal; ischium with weak lower tooth; merus with weak tooth on slightly convex lower margin, upper margin convex; carpus unarmed; propodus swollen proximally and tapering; fixed finger 0.4 length of propodus, its cutting edge almost straight; dactylus curved evenly, equal to fixed finger.

Pereopod 2 essentially as in *M. leura* but dactylus with five spiniform setae on distal half of cutting edge.

Pereopod 3 propodus 1.7 times as long as wide, with three spiniform setae on lower margin, one spiniform seta distally on mesial face, and transverse setal-row of four setae; dactylus with spiniform seta on upper-mesial margin.

Pereopod 4 propodus 2.4 times as long as wide, two spiniform setae on lower margin, one distally on mesial face, setal-row of two setae; dactylus with two spiniform setae on upper-mesial margin.

Pereopod 5 weakly chelate; dactylus with four short spiniform setae closing on four spiniform setae.

Pleopods 1 of female minute. Pleopod 2 endopod with about twenty marginal lamellae distally and laterally; appendix interna 6 times as long as wide; exopod with about twenty lamellae distolaterally. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2.

Uropodal endopod ovate, 1.6 times as long as wide, with marginal row of seven long blade-like

setae; exopod ovate, 1.5 times as long as wide, with lateral row of spiniform setae becoming longer and blade-like distally and mesially. Telson about as long as wide, distally tapering to rounded apex.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	r	r	r	r	r	r	-	-
Podobranch	-	-	-	-	-	-	-	-
Arthrobranch	-	-	2r	2r	2r	2r	2r	-

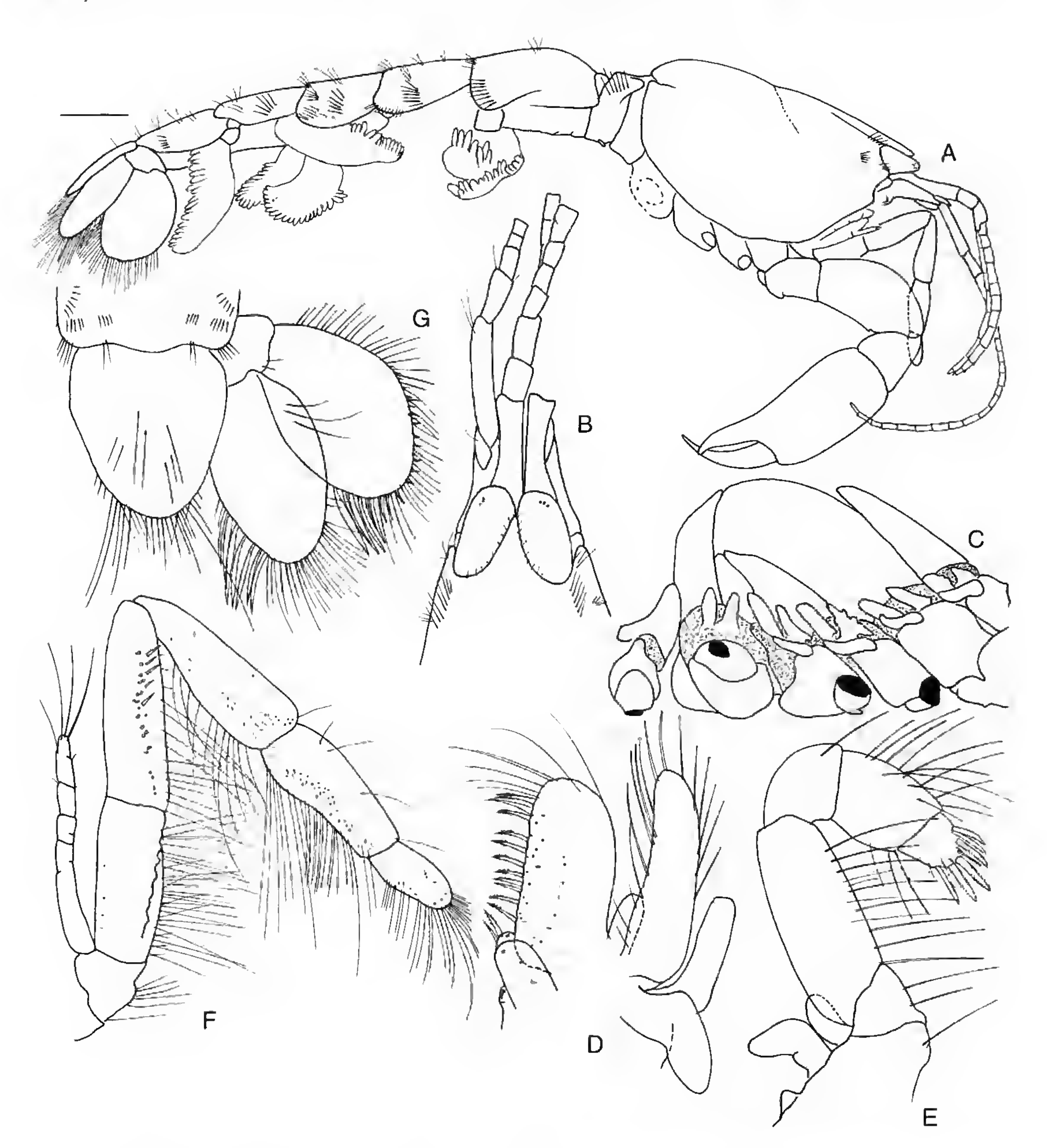


Fig. 20. — *Michelea microphylla* n.sp. **A**, habitus; **B**, anterior cephalothorax; **C**, right side of thorax (carapace removed) to show coxae of maxilliped 3 and pereopods 1-5, epipods and arthrobranchs; **D**, maxilliped 1; **E**, maxilliped 2; **F**, maxilliped 3; **G**, abdominal somite 6, telson and uropod. All figures from holotype.

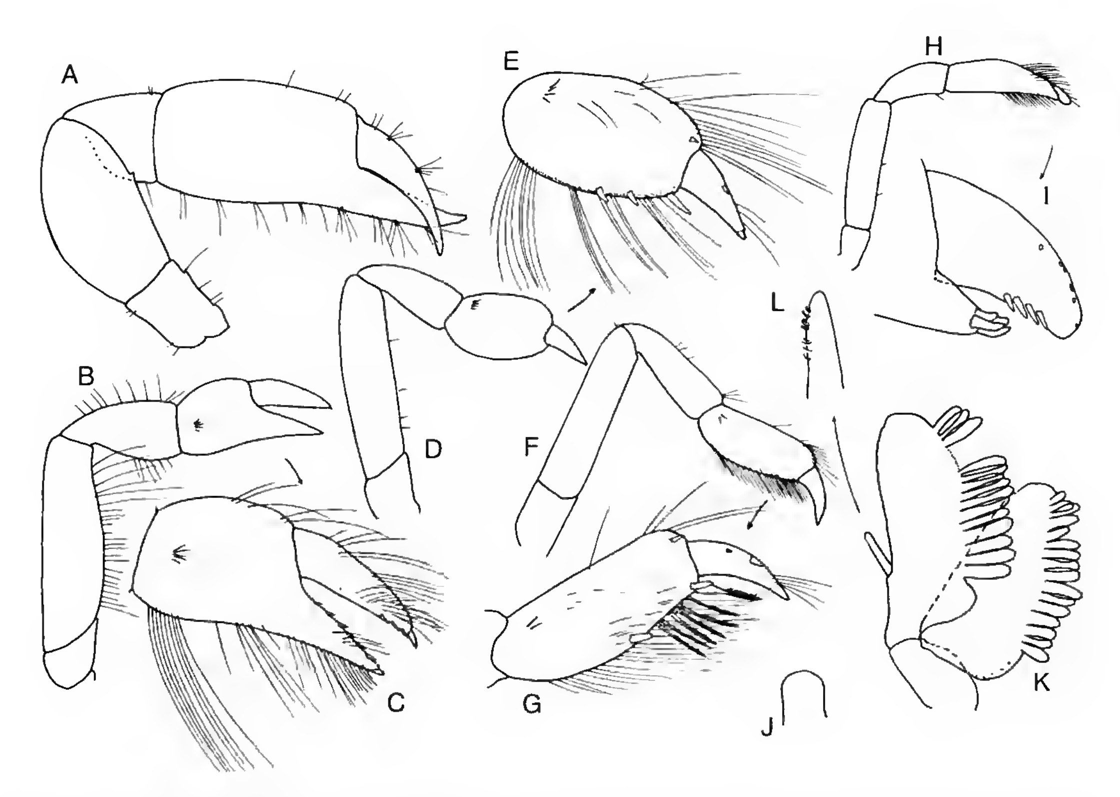


FIG. 21. — *Michelea microphylla* n.sp. **A**, left cheliped; **B**, right pereopod 2 and **C**, propodus and dactylus; **D**, right pereopod 3; **E**, propodus and dactylus; **F**, right pereopod 4; **G**, propodus and dactylus; **H**, right pereopod 5; **I**, fingers; **J**, juvenile ♂ pleopod 1; **K**, pleopod 2. All figures from holotype.

REMARKS
This species is known from a single specimen in very poor condition. It is characterised by the rudimentary epipods and arthrobranchs and the absence of podobranchs. Gills are also reduced in *M. lamellosa* Kensley *et* Heard from Jamaica but that species has only three epipods and a single rudimentary arthrobranch on thoracomere 7.
It is the only species in the family from truly temperate waters; *M. hortus* from south-western Australia is from a similar latitude but is from a region with greater influence of tropical fauna.

Michelea novaecaledoniae n.sp.
(Fig. 22)

MATERIAL EXAMINED. — **New Caledonia.** Ile Ouen, baie de Prony (22°24'S - 166°50'E), 37 m, B. Richer de Forges (ORSTOM, stn 114), MNHN Th-1215 (holotype, ♀, cl. 5.7 mm, tl. 23.5 mm). — Île Ouen, baie de Prony (22°30'S - 166°47'E), 52 m, B. Richer de Forges (ORSTOM, stn 128), MNHN Th-1214 (paratype, ♀, cl. 5.4 mm, tl. 24.0 mm).

ETYMOLOGY. — For New Caledonia, type locality.

DISTRIBUTION. — New Caledonia, baie de Prony; 37-52 m depth.

DESCRIPTION
Cephalothorax 0.24 total length; rostrum flat, about 0.4 length of eyestalks; cervical groove weakly defined, reaching 0.55 length of cephalothorax; longitudinal setal-row level with lateral margin of eyestalk, of five setae; marginal setal-row of six setae at base of eyestalk; lateral setal-row of six setae.
Abdominal somite 1 with dorsolateral setal-row of nine setae. Abdominal somite 2 with transverse setal-row of ten setae. Abdominal somites 3-5 with transverse setal-rows of five-six

setae. Abdominal somite 6 without marginal setal-row along edge of pleuron, oblique setal-row of about six setae, and transverse setal-row of about five+four setae in two groups. All abdominal somites with groups of long setae dorsally.

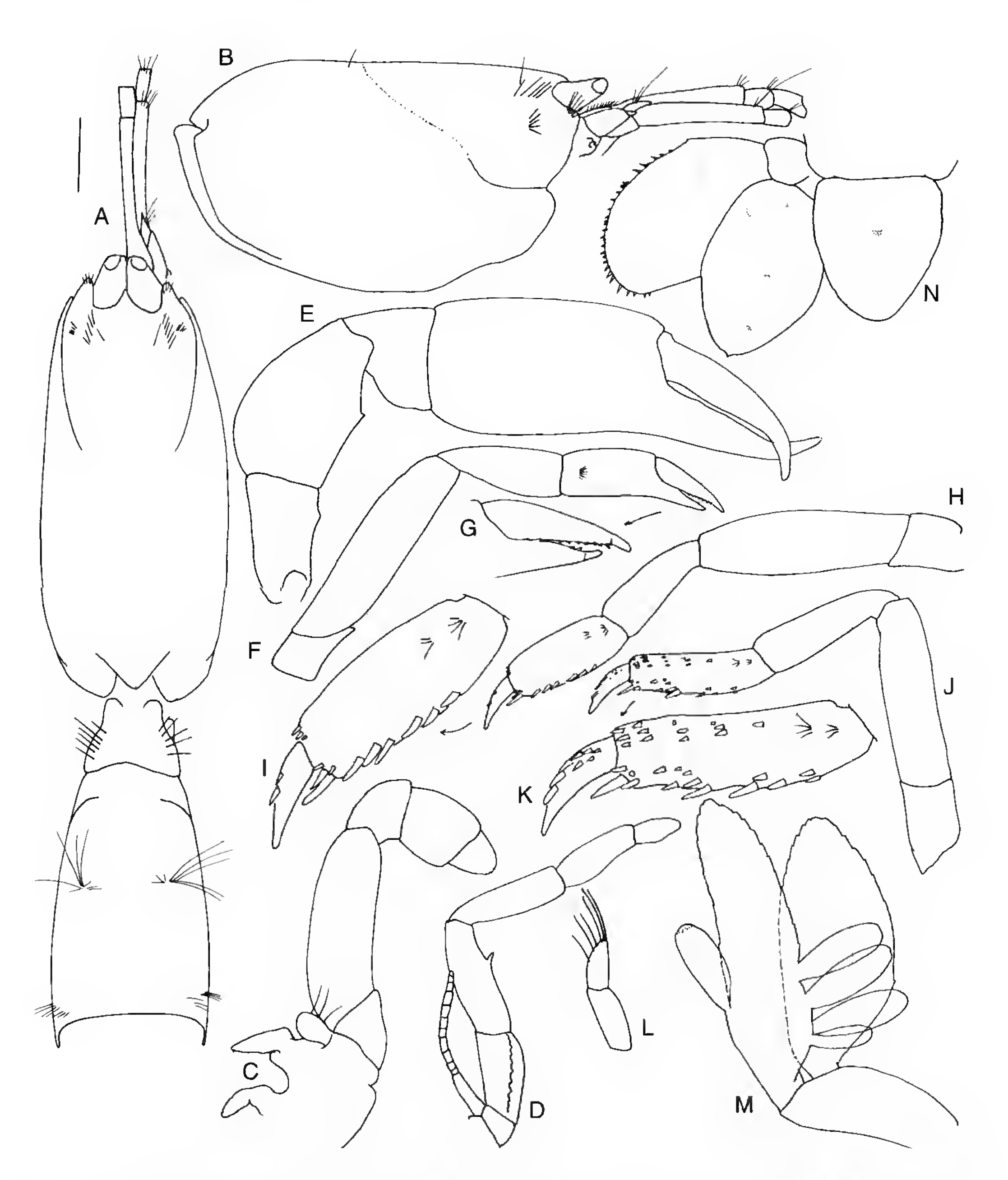


FIG. 22. — *Michelea novaecaledoniae* n.sp. **A**, cephalothorax and abdominal somites 1 and 2; **B**, cephalothorax; **C**, maxilliped 2; **D**, maxilliped 3; **E**, left cheliped; **F**, right pereopod 2; **G**, details of fingers; **H**, left pereopod 3; **I**, propodus and dactylus; **J**, left pereopod 4; **K**, propodus and dactylus; **L**, ♀ pleopod 1; **M**, ♀ pleopod 2; **N**, telson and uropod. All figures from holotype.

Eyestalks slightly flattened, cornea distolateral.
Antenna 1 with elongate waisted article 1, about half as long as cephalothorax; articles 2 and 3 subequal, each about one-sixth length of article 1.
Antenna 2 with distinct articulating acicle, about 0.7 length of article 2; article 4 reaching to end of article 2 of antenna 1; article 5 short.
Maxilliped 1 epipod as in *M. leura*. Maxilliped 2 exopod minute; epipod reduced. Maxilliped 3 ischium with obsolete crista dentata of ten blunt teeth; merus with mesial tooth; carpus-dactylus longer than ischium-merus, widest point of carpus 0.3 carpal length; exopod with flagellum reaching to middle of merus; epipod narrow, without podobranch.
Chelipeds equal; ischium with weak lower tooth; merus with weak tooth on convex lower margin, upper margin strongly convex; carpus unarmed; propodus swollen proximally and tapering; fixed finger 0.4 length of propodus, its cutting edge with obsolete teeth, curved apically; dactylus curved apically, equal to fixed finger.
Pereopod 2 essentially as in *M. leura*.
Pereopod 3 propodus 2.5 times as long as wide, with seven spiniform setae on lower margin, two clusters of three spiniform setae distally on mesial face, and two transverse setal-rows of four and three setae; dactylus with two spiniform setae on upper-mesial margin.
Pereopod 4 propodus 3.6 times as long as wide, weakly aligned transverse rows of spiniform setae on mesial face, concentrated near margins and strongest on lower margin and distally, and two transverse setal-rows each of three setae; dactylus with eight spiniform setae on upper-mesial margin.
Pleopod 1 of female of two short articles. Pleopod 1 of male unknown. Pleopod 2 endopod with four marginal lamellae proximolaterally; appendix interna 2.5 times as long as wide; exopod without lamellae. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2, with four, seven, six lamellae respectively.
Uropodal endopod broadly ovate, 1.4 times as long as wide, with minute apical tooth; exopod 1.3 times as long as wide, with blunt tooth on lateral margin and spiniform setae laterally and distally. Telson about as long as wide, distally tapering to rounded apex.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	1	1	1	1	r	r	r	-
Podobranch	-	-	f	f	f	f	-	-
Arthrobranch	-	-	1	2	2	2	2	-

Epipods broader anteriorly than posteriorly; podobranchs filamentous (f).

Remarks

The two specimens from New Caledonia are similar to *M. hortus* from south-western Australia in the reduction of pleopodal lamellae. *M. novaecaledoniae* has four lamellae on pleopod 2 and has two lateral setal-rows (*M. hortus* has no lamellae and one lateral setal-row).

Michelea paraleura n.sp.
(Figs 23, 24)

Material examined. — **Australia.** Queensland, Holbourne Island (19°42'S - 148°21'E), AM P5574 (holotype, ♀, cl. 6.2 mm, tl. 26.5 mm, paratype of *Callianidea leura* Poore et Griffin, 1979 = *Michelea leura*). — Queensland, Rib Reef (18°28'S - 146°52'E), reef flat, 2 m, M. Riddle, May 1986, corer, NMV J22685 (paratype, ♂, cl. 3.3 mm, tl. 13.8 mm). — Northern Territory, W side of Oxley Island (11°00'S - 132°49'E), intertidal pools, G. C. B. Poore, 18.X.1982, NMV J27643 (1 specimen).

Etymology. — From *para* and the specific name *leura*, to indicate the species' original confusion with *Michelea leura* (noun in apposition).

Distribution. — Northern Great Barrier Reef and coral island of Northern Territory, Australia; intertidal to 2 m depth.

Description

Cephalothorax 0.24 total length; rostrum flat, about half length of eyestalks; cervical groove weakly defined, reaching 0.6 length of cephalothorax; longitudinal setal-row level with lateral margin of eyestalk, of thirteen setae; marginal setal-row of seven setae at base of eyestalk; lateral setal-rows of seven and four setae.
Abdominal somite 1 with dorsolateral setal-row of five setae. Abdominal somite 2 four times as long as first; with transverse setal-row of twelve setae. Abdominal somites 3-5 with transverse setal-rows of eight-ten setae. Abdominal somite 6

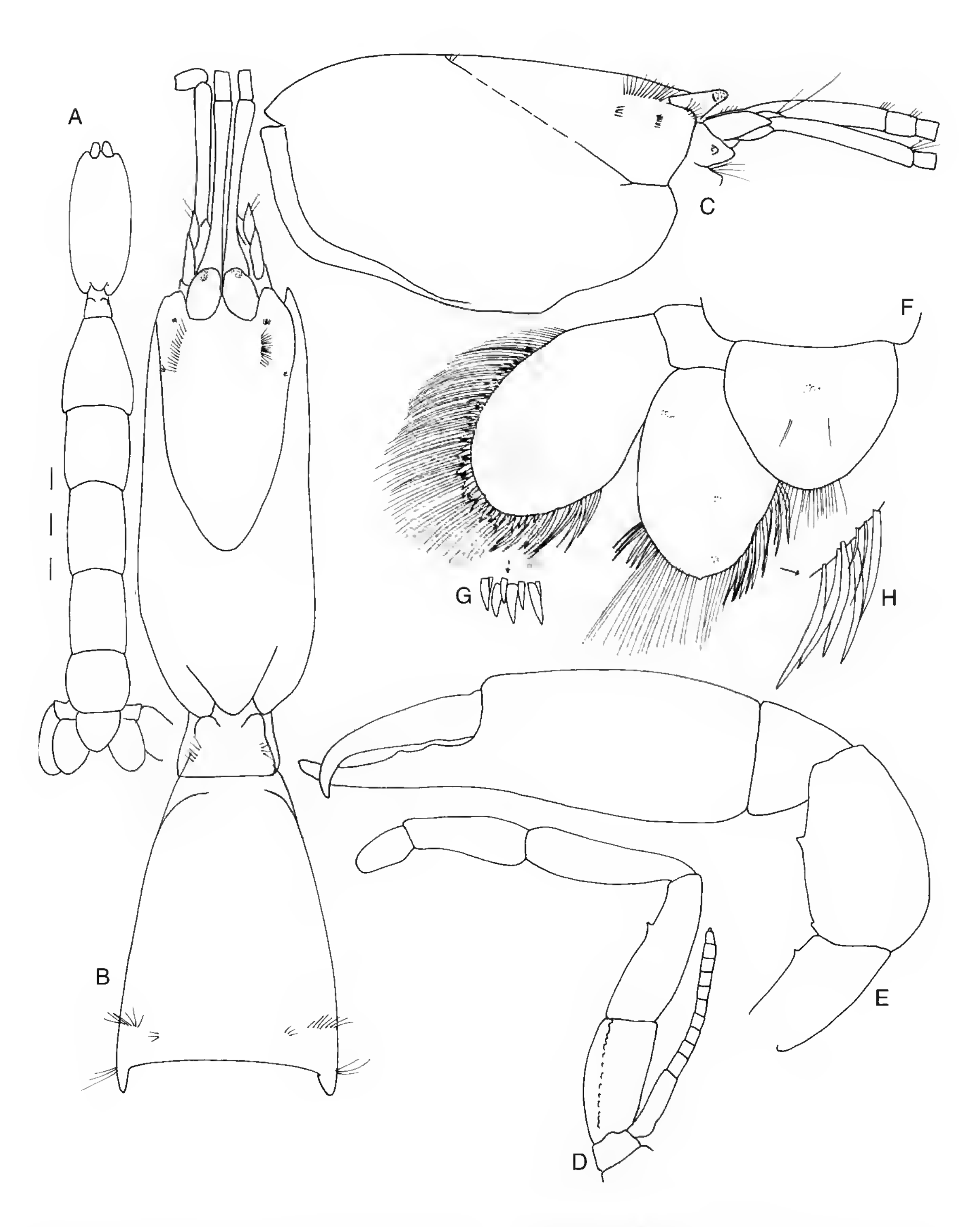


FIG. 23. — *Michelea paraleura* n.sp. **A**, habitus sketch; **B**, cephalothorax and abdominal somites 1 and 2; **C**, cephalothorax; **D**, maxilliped 3; **E**, right cheliped; **F**, telson and uropod; **G**, spiniform setae on margin of uropodal exopod; **H**, spiniform setae on margin of uropodal endopod. All figures from holotype.

without marginal setal-row along edge of pleuron, oblique setal-row of about twelve setae, and transverse setal-row of about ten setae. All abdominal somites with groups of long setae dorsally.
Eyestalks slightly flattened, cornea distal.
Antenna 1 with elongate waisted article 1, about half as long as cephalothorax; articles 2 and 3 subequal, each about one-sixth length of article 1. Antenna 2 with distinct articulating acicle, about 0.6 length of article 2; article 4 reaching to end of article 2 of antenna 1; article 5 short.
Maxilliped 1 epipod as in *M. leura*. Maxilliped 2 exopod minute; epipod reduced. Maxilliped 3 ischium with obsolete crista dentata of ten blunt teeth; merus with mesial tooth; carpus-dactylus longer than ischium-merus, widest point of carpus quarter carpal length; exopod with flagellum reaching beyond middle of merus; epipod narrow.
Chelipeds equal; ischium with weak lower tooth; merus with weak tooth on convex lower margin, upper margin strongly convex; carpus unarmed; propodus swollen proximally and tapering; fixed finger 0.4 length of propodus, its cutting edge with obsolete teeth, curved apically; dactylus curved apically, equal to fixed finger.
Pereopod 2 essentially as in *M. leura*.
Pereopod 3 propodus twice as long as wide, with four rows of one, two, two and five spiniform setae on lower-mesial margin, and two transverse setal-rows of five setae; dactylus with four spiniform setae on upper-mesial margin.
Pereopod 4 propodus 2.8 times as long as wide,

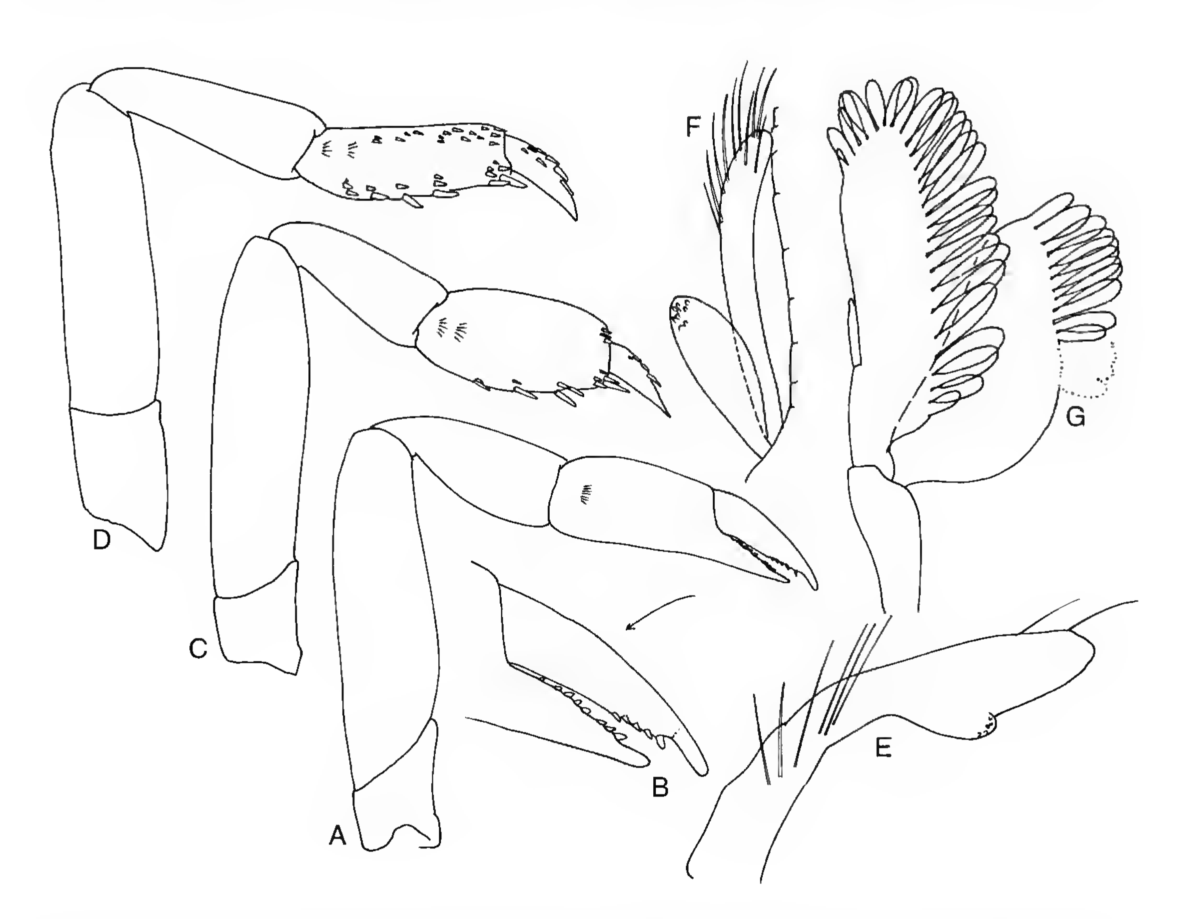


Fig. 24. — *Michelea paraleura* n.sp. **A**, right pereopod 2; **B**, details of fingers; **C**, right pereopod 3; **D**, right pereopod 4; **E**, ♂ pleopod 1; **F**, ♀ pleopod 2; **G**, ♂ appendices interna and masculina. Figures E, G, from NMV J22685; others from holotype.

five transverse rows of two-six spiniform setae on lower-mesial margin, two setal-rows of four setae; dactylus with six spiniform setae on upper-mesial margin.
Pleopod 1 of female of two short articles. Pleopod 1 of male with medial margin bearing hooks. Pleopod 2 endopod with seventy-seven marginal lamellae distally and laterally; male appendix interna 3 times as long as wide; appendix masculina twice as long as appendix interna; exopod with about twenty lateral lamellae. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2.
Uropodal endopod broadly ovate, 1.5 times as long as wide, with minute apical tooth, medial margin with numerous blade-like setae; exopod 1.6 times as long as wide, with numerous spiniform setae laterally and distally. Telson about 0.8 times as long as wide, distally tapering to rounded apex.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	1	1	1	1	r	r	r	-
Podobranch	-	-	f	f	f	f	-	-
Arthrobranch	-	-	1	2	2	2	2	-

Epipods broader anteriorly than posteriorly; podobranchs filamentous (f).

Remarks

Michelea paraleura is distinguished from *M. leura*, with which it was originally confused, in body proportions (longer abdominal somites relative to cephalothorax), longer telson, and spiniform and blade-like setae on the uropodal rami.

Michelea pillsburyi Kensley *et* Heard, 1991

Michelea pillsburyi Kensley *et* Heard, 1991: 497, 522-524, figs 18, 19.

Distribution. — Caribbean coast of Panama; 28-59 m depth.

Remarks

The species was well illustrated by the original authors and not re-examined.

Michelea vandoverae (Gore, 1987)

Callianidea vandoverae Gore, 1987: 186-194, figs 1-4.

Michelea vandoverae. – Kensley & Heard 1991: 496, 523-527, figs 20, 21.

Material examined. — **SW Caribbean Sea.** 10°00'N - 76°05'W, 146-162 m, 28.V.1964, Gulf and South Atlantic Fisheries Exploration, Bureau of Commercial Fisheries (RV *Oregon* stn 4904), USNM 273140 (1 specimen).

Distribution. — Gulf of Mexico and Caribbean Sea; 37-162 m depth.

Remarks

This species has already been well described and figured. It differs from all others in the genus in the possession of a pleurobranch and the 2-segmented nature of the pleopodal lamellae which attach to all margins of the rami.

Genus *Tethisea* Poore, 1994

Tethisea Poore, 1994: 99, 100.

Type species. — By original designation: *Tethisea indica* Poore, 1994.

Diagnosis

Rostrum flat, well exceeding eyes, medially and laterally carinate and setose. Eyes not visible in dorsal view. Anterolateral cephalothorax with one vertical setal-row near cervical groove. Abdominal somites 1 and 2 with one lateral setal-row, abdominal somites 3-5 with none, abdominal somite 6 with two converging setal-rows; abdominal somites 3-5 with dense dorsal patches of plumose setae. Antenna 1 peduncle article 1 moderately elongate. Scaphocerite more than half length of antenna 2 peduncle article 4. Maxilliped 1 exopod with setose flagellum. Maxilliped 3 with crista dentata; merus with strong mesial row of setae; exopod very short. Pereopod 1 fixed finger with sharp curved tooth one-third way along; with thickened setae in gape. Pereopod 2 fixed finger with even contiguous spiniform setae; dactylus as long as fixed finger. Pereopods 3 and 4 without lateral spiniform setae on propodus and dactylus.

Pereopod 4 carpus without distal ridge on upper margin; propodus with one transverse setal-row. Pleopods 2-5 without marginal lamellae. Uropodal endopod with anterolateral margin convex, ending by curving to rounded posterior margin. Uropodal exopod anterolateral margin ending squarely, broader than endopod. Telson as broad as long, weakly constricted, distally truncate. Epipods with lamellate podobranchs well developed except on last. Arthrobranchs well developed. Pleurobranchs 5-7 present.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	1	1	1	1	1	1	-	
Podobranch	-	-	r	1	1	1	-	-
Arthrobranch	-	-	2	2	2	2	2	-
Pleurobranch	-	-	-	-	1	1	1	-

COMPOSITION

T. indica Poore, 1994, *T. mindoro* n.sp.

REMARKS

Tethisea is most similar to *Marcusiaxius* and *Meticonaxius* in the possession of a rostrum and of pleurobranchs. The most obvious differences are the absence of setal-rows on abdominal somites 3-5, the presence of specialised thickened setae in the gape of pereopod 1, and the more ovate shape of the uropodal endopod. The genus is confined to two species in the Indian Ocean and tropical West Pacific.

Tethisea indica Poore, 1994
(Figs 25, 26)

Tethisea indica Poore, 1994: 100.

MATERIAL EXAMINED. — Type material.

DISTRIBUTION. — Mozambique, La Réunion, Indonesia, New Caledonia; 165-460 m depth.

DESCRIPTION

Cephalothorax 0.35 total length, about 1.2 times as deep as wide; rostrum triangular, slightly depressed distally, with dorsal setae along lateral carinae, 1.5 times as long as broad at base of eyes, lateral margins convex such that eyes are invisible from dorsal view, twice as long as eyestalks; lateral carinae extending on to cephalothorax, without medial carina; cervical groove weakly defined; dorsoposterior margin a convex medial lobe, separated from posterolateral margins; one setal-row of three setae only.

Abdominal somite 1 narrower than second, with anterolateral lobes overlying posterolateral margins of cephalothorax; pleuron with minute marginal spine; dorsolateral setal-row of seven setae. Abdominal somite 2 1.5 times as long as first, pleuron broadly overlapping first somite; transverse setal-row of about seven setae. Abdominal somites 3-5 without setal-rows. Abdominal somite 6 with marginal setal-row of about twenty setae diverging anteriorly from edge of pleuron, and transverse setal-row of about ten setae.

Eyestalks acute distally, cornea distal.

Antenna 1 with article 1 shorter than rostrum; articles 2 and 3 subequal, each about half length of article 1; flagella each of about ten articles, longer than peduncle. Antenna 2 with long acute articulating acicle, longer than article 2; article 4 reaching to middle of article 3 of antenna 1; article 5 short.

Mandible and maxillae as in *Meticonaxius*. Maxilliped 1 with endopod 0.6 length of basal endite, exopod longer than endite, with a linear second article at right-angle to first, epipod lobes narrow, proximal lobe much longer. Maxilliped 2 exopod as long as endopodal ischium; epipod small. Maxilliped 3 ischium with strong crista dentata of eight blunt teeth; merus without mesial tooth; ischium-merus with dense mesial rows of long setae; carpus-dactylus longer than ischium-merus, widest point of carpus quarter carpal length; exopod minute.

Chelipeds equal; ischium with distal spine on lower margin; merus with two spines on lower margin, upper margin strongly convex; carpus unarmed; propodus swollen proximally and tapering; fixed finger 0.3 length of propodus, its cutting edge sinuous; gape wide, with six long spiniform setae laterally; dactylus cutting edge curved distally, opposing fixed finger.

Pereopod 2 merus-propodus with lower marginal rows of long setae; carpus half length of merus; propodus as long as carpus, with setal-row of three short setae; fixed finger cutting edge with

numerous contiguous spiniform setae; dactylus longer than fixed finger, straight.

Pereopod 3 propodus 1.3 times as long as wide, upper margin slightly convex, lower margin convex, one oblique setal-row of six setae; dactylus broad.

Pereopod 4 propodus twice as long as wide, one oblique setal-row of four setae; dactylus broad.

Pleopods 1 of male 2-articled, second article 3 times as long as wide, with medial lobe bearing about 9 minute hooks. Pleopods 1 of female 2-articled. Pleopod 2 of male with appendix interna one-third length of endopod; appendix masculina twice as long and broad as appendix interna; exopod twice as long as broad. Pleopod 2 of female endopod 3.5 times as long as wide; appendix interna 6 times as long as wide; exopod 2.5 times as long as wide, ovate. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2 of female.

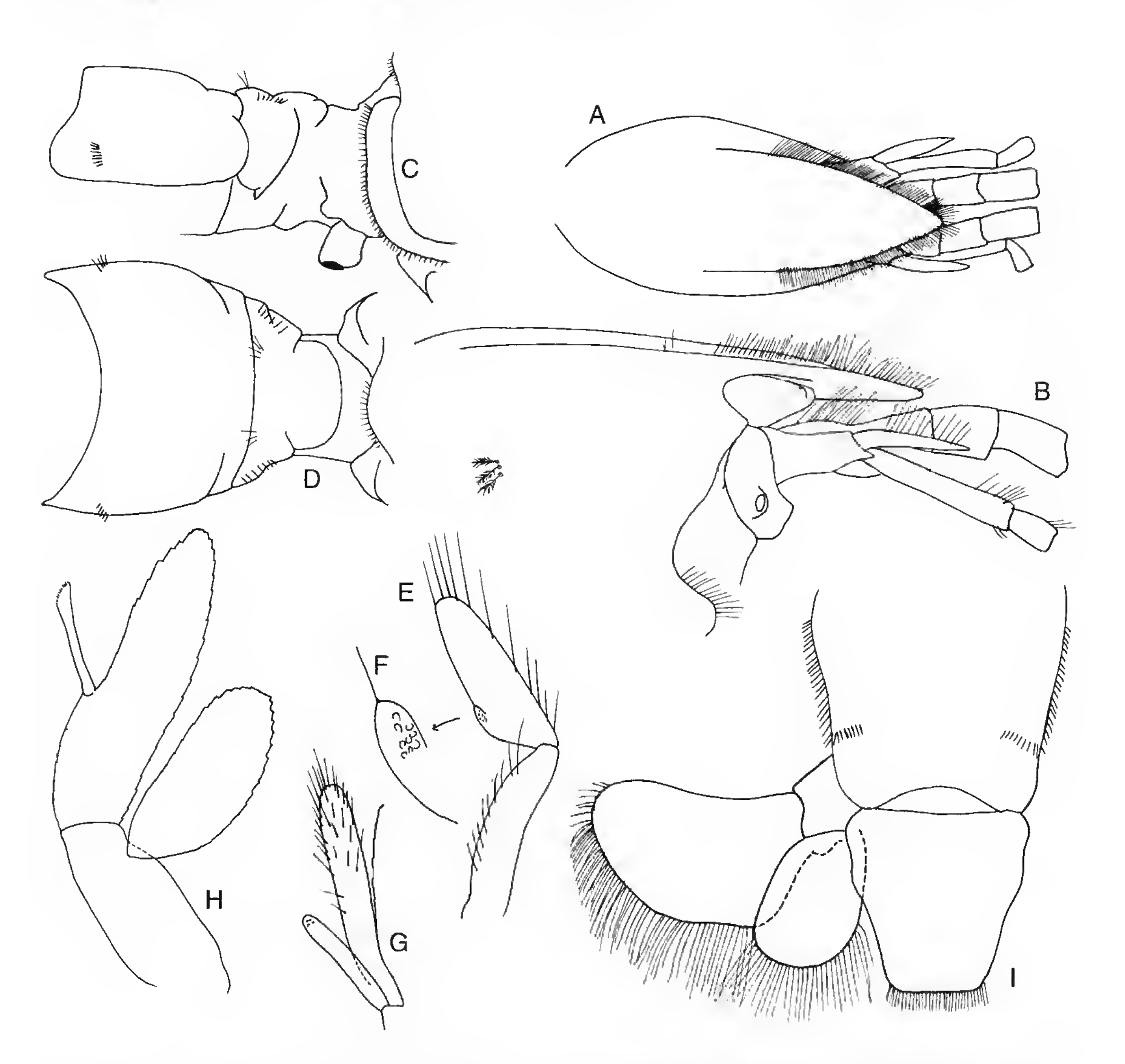


FIG. 25. — *Tethisea indica* Poore. **A**, **B**, anterior cephalothorax; **C**, **D**, posterior cephalothorax, abdominal somites 1 and 2; **E**, ♂ pleopod 1; **F**, detail of appendix interna; **G**, ♂ pleopod 2; **H**, ♀ pleopod 2; **I**, abdominal somite 6, telson and uropod. Figures E-G from MNHN Th-1219; C, D from MNHN Th-1216; others from holotype.

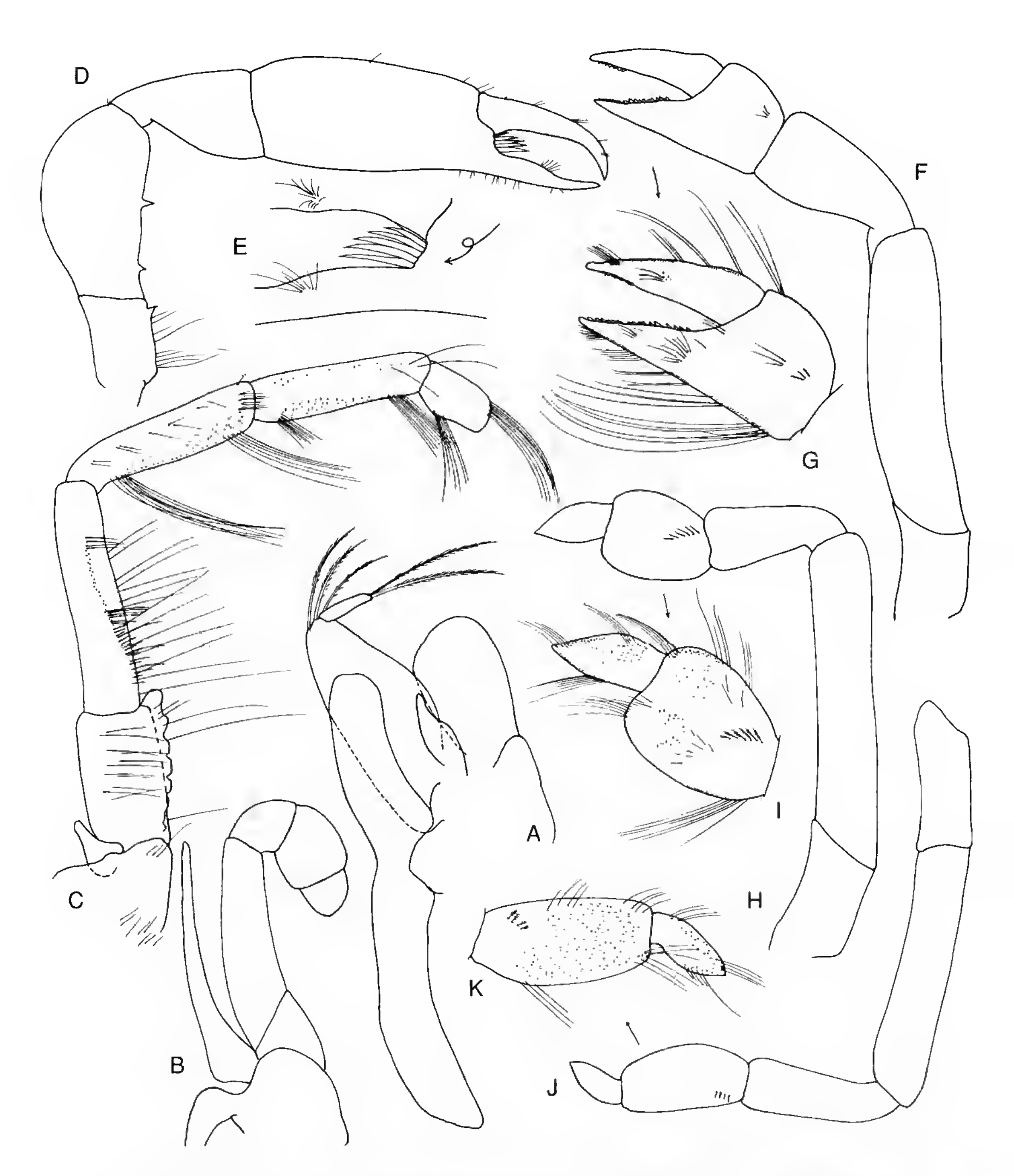


FIG. 26. — *Tethisea indica* Poore. **A**, maxilla 2; **B**, maxilliped 2; **C**, maxilliped 3; **D**, left cheliped; **E**, details of setae in gape of fingers; **F**, left pereopod 2; **G**, propodus and dactylus; **H**, left pereopod 3; **I**, propodus and dactylus; **J**, right pereopod 4; **K**, propodus and dactylus. All figures from holotype.

Uropodal endopod with anterior margin convex, ending by curving to rounded posterior margin, 1.3 times as long as wide; exopod with concave anterior margin, apically rounded, posterior margin broadly lobed, 1.7 times as long as wide. Telson as long as wide, tapering to rounded-truncate apex beyond constriction one-third way along.

REMARKS

Tethisea indica was briefly diagnosed on the basis of thirteen specimens by Poore (1994). The spe-

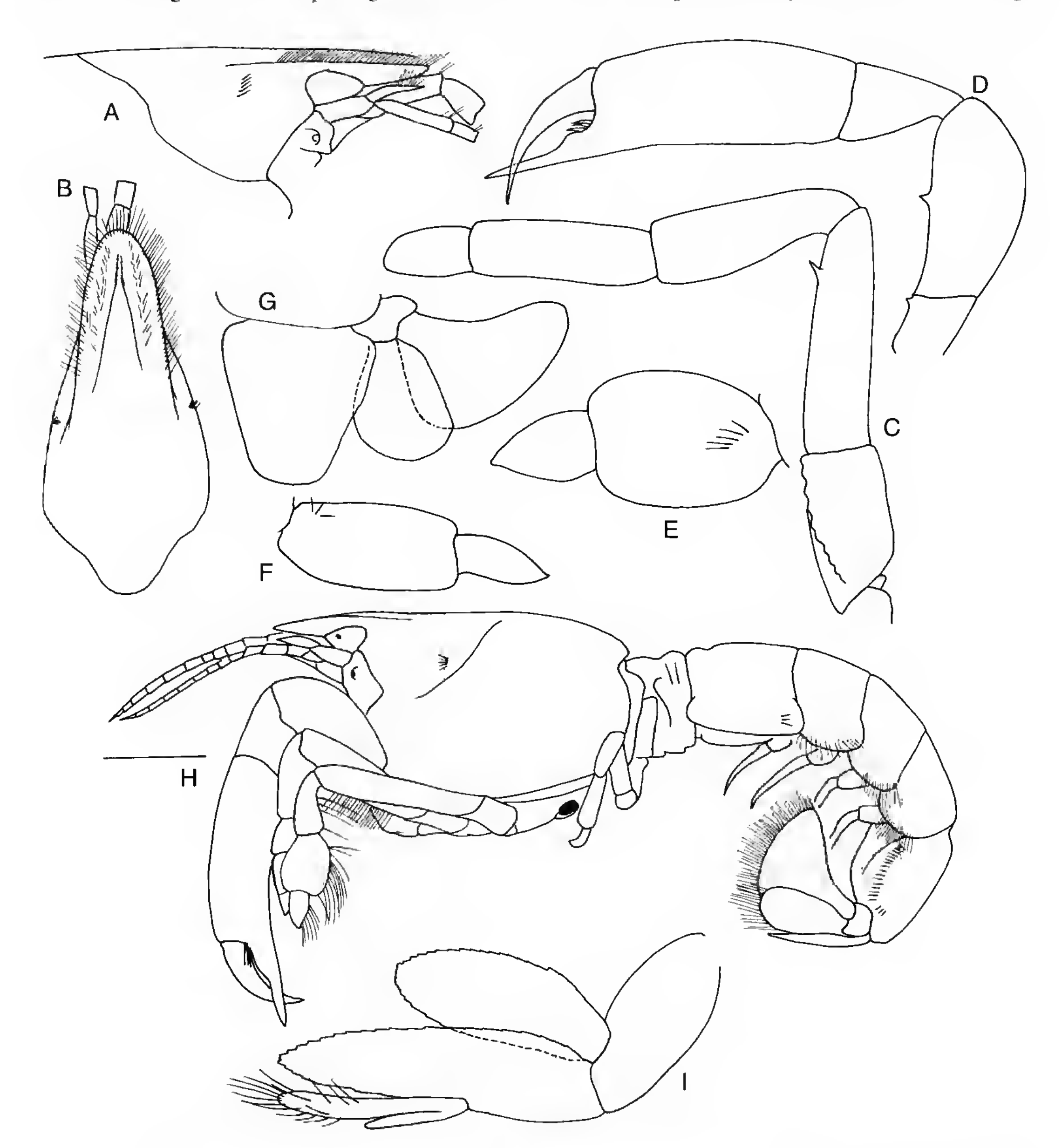


FIG. 27. — *Tethisea mindoro* n.sp. **A**, **B**, cephalothorax; **C**, maxilliped 3; **D**, right cheliped; **E**, propodus and dactylus of pereopod 3; **F**, propodus and dactylus of pereopod 4; **G**, telson and uropod; **H**, habitus; **I**, ♂ pleopod 2. Figures H, I from NMV J17915; others from holotype.

cies is distinguished from the only other in the genus by the acute rostrum and broader uropodal rami. The material comes from a wide geographic range in the Indo-West Pacific region, from eastern Africa to New Caledonia but there is little variation between the specimens.

Tethisea mindoro n.sp.
(Fig. 27)

MATERIAL EXAMINED. — **Philippines.** W of Mindoro (12°31.2'N - 120°39.3'E), 92-97 m, rectangular dredge, 3.VI.1985, (MUSORSTOM stn DR117), MNHN Th-1222 (holotype, ♀, cl. 5.1 mm).
Western Australia. North-west Shelf, between Port Hedland and Dampier (18°41'S – 118°39'E), 134 m, muddy sand, WHOI epibenthic sled, G. C. B. Poore and H. M. Lew Ton (R. V. *Soela*, stn NWA 21), 4.VI.1983, NMV J17915 (♂, cl. 5.0 mm), NMV J16607 (♀, cl. 7.1 mm), NMV J3648 (♂, cl. 3.6 mm), NMV J17216 (3 specimens, cl. 2.0-4.8 mm), MNHN Th-1304 (♂, cl. 3.7 mm; ♀, cl. 4.5 mm).

ETYMOLOGY. — For Mindoro, the type locality (noun in apposition).

DISTRIBUTION. — Philippines, north-western Australia; 92-134 m depth.

DIAGNOSIS

Rostrum rounded, 1.3 times as long as broad at base of eyes; posterior setal-row of five setae only. Maxilliped 3 merus with mesial tooth; exopod absent.
Cheliped merus with one spine on lower margin. Uropodal endopod with convex anterior margin, apically rounded, posterior margin broadly lobed, 1.3 times as long as wide; exopod with anterior margin deeply convex, ending by curving to rounded posterior margin, 1.5 times as long as greatest width. Telson as long as wide, tapering to rounded-truncate apex, constriction weak.

REMARKS

Tethisea mindoro differs from *T. indica* in the broader less acute rostrum, more tapering uropodal exopod, more evenly curved dactylus of pereopod 1, and very short exopod on maxilliped 2. The male pleopods 1 and 2 are little narrower than in *T. indica* but are of the same form. There seem no significant differences between the holotype from the Philippines and the collection of non-type specimens from north-western Australia.

Family THOMASSINIIDAE de Saint Laurent, 1979

Thomassiniinae de Saint Laurent, 1979: 1396. – de Saint Laurent & Le Loeuff 1979: 95. – Sakai 1992: 18.

Thomassiniidae. – Manning & Felder 1991: 765. – Poore 1994: 104.

Callianideidae. – Kensley & Heard 1991: 497, 498 (in part).

TYPE GENUS.— *Thomassinia* de Saint Laurent, 1979.

DIAGNOSIS

Firm-bodied or soft thalassinidean shrimps. Rostrum absent or present only as sharp spine. Linea thalassinica lateral to eyestalks, complete or incomplete. Cephalothorax usually broad, ending posteriorly as a median convexity not separate from posterolateral margins of carapace. Without anterolateral lobes on abdominal somite 1, anterodorsal tergite weak; no thickening of posterolateral carapace margins. Thoracomere 7 sternite broad and visible between coxae as a flat plate. Coxa 4 flattened, immobile, without condyle with thoracomere 7. Abdominal somite 1 almost as long as abdominal somite 2 and with pleuron broadly rounded (rarely acute). Abdominal somite 2 pleuron not overlapping abdominal somite 1. Cephalothorax, rostrum, abdomen, telson and all limbs without armature. Anterior cephalothorax and at least abdominal somites 1 and 6, sometimes others, with weak lateral setal-rows; lateral surfaces of propodi of pereopods 2-4 sometimes with similar setal-rows. Antenna 1 peduncle article 1 as long as 2 and 3. Antenna 2 with scaphocerite minute, barely articulating. Mandibular incisor toothed anteriorly and posteriorly, symmetrical. Maxilla 2 scaphognathite with one long seta extending into branchial chamber. Maxilliped 3 pediform, sometimes specialised; exopod present or absent. Pereopods 1 unequal; merus ovate, with convex posterior margin; proximal part of propodus broad (about as long as wide); fingers shorter

than proximal part. Pereopod 2 chelate. Pereopods 2-4 with flattened propodi. Pereopods 3 and 4 propodi (or at least 3) bearing single distal spiniform seta on lower margin. Epipods linear, reduced anteriorly; podobranchs rudimentary or absent; arthrobranchs various, present, reduced or lost; pleurobranchs absent. Male pleopod 1 absent. Appendix masculina fused to appendix interna (rarely separate). Pleopod 2 not modified, similar to pleopods 3-5; all foliaceous and with well developed appendix interna. Uropodal exopod without suture; endopod more or less ovate.

Composition

Crosniera Kensley *et* Heard, 1991; *Mictaxius* Kensley *et* Heard, 1991; *Thomassinia* de Saint Laurent, 1979.

Remarks

The Thomassiniinae were originally described on the basis of a single species as a subfamily of the Callianassidae (de Saint Laurent 1979) and implicitly elevated to family level by Manning & Felder (1991) in a review of American callianassid and ctenochelid genera. The Callianassidae *s.s.* as defined by Manning & Felder (1991) are characterised by pleopods 1 and 2 being sexually modified and pleopods 3-5 being broadened and similar. The Thomassiniidae differ in that pleopod 2 is not different from those that follow, and in having the lineae thalassinicae close together in such a way that there are no ocular lobes as in true callianassids. Further, the maxilla 2 scaphognathite bears a long posterior seta, absent from the callianassids, and there are usually pereopodal epipods present.

The three genera were included in Callianideidae as a single clade by Kensley & Heard (1991) and grouped as a family-level taxon by Sakai (1992). Poore (1994) showed that Thomassiniidae were the sister-taxon of Callianideidae and their similarity to Micheleidae more remote. Thomassiniidae and Callianideidae together were shown to be the sister-taxon of Callianassidae and Ctenochelidae.

Key to genera of Thomassiniidae

1. Maxilliped 3 with brush of stiff setae on ischium and merus; uropodal endopod with oblique transverse row of spiniform setae .... *Thomassinia*

— Maxilliped 3 without brush of stiff setae on ischium and merus; uropodal endopod without oblique transverse row of spiniform setae 2

2. Rostrum spike-like; maxillipedal 3 exopod as long as merus .... *Crosniera*

— Rostrum obsolete, maxillipedal 3 exopod vestigial or absent .... *Mictaxius*

Genus *Crosniera* Kensley *et* Heard, 1991

Crosniera Kensley *et* Heard, 1991: 500, 501.

Type species. — By original designation: *Callianassa minima* Rathbun, 1901.

Diagnosis

Rostrum spike-like. Linea thalassinica incomplete. Eyestalk flattened. Antenna 1 scaphocerite minute and articulating. Maxilliped 1 exopod flagellate. Maxilliped 3: exopod as long as merus; ischium and merus without brush of stiff setae. Pereopods 1 dissimilar. Pereopod 2 with moderately broad propodus. Pereopods 2-4 without setal-rows; abdominal somite 1 usually with setal-row; somites 2-5 with or without setal-rows; abdominal somite 6 typically with three setal-rows. Uropodal endopod without transverse row of short spiniform setae; exopod simply ovate. Male pleopod 1 present. Appendix masculina and appendix interna separate and elongate or fused; appendix masculina with stiff setae.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	-	1	1	1	1	1	1	-
Podobranch	-	-	r	r	r	r	r-0	-
Arthrobranch	-	-	2	2	2	2	2	-

Composition

C. corindon n.sp.; *C. minima* (Rathbun, 1901); *C. panie* n.sp.

Remarks

The diagnosis of Kensley & Heard (1991) does not contradict that given here but it does include characters which are now considered of family status or variable. The spike-like rostrum is the most obvious diagnostic character. The genus is most easily distinguished from rostrate callianassids with which it might superficially be confused by the presence of an incomplete linea thalassinica beginning at the base of the eyestalks, absence of ocular lobes between the linea and the rostrum, similarity of pleopod 2 to pleopods 3-5, and the well developed appendices interna and masculina.

Crosniera is assigned to the Thomassiniidae rather than to the Callianideidae or Meticonaxiidae on the basis of the possession of a linea thalassinica commencing anteriorly near the eyestalks, broad asymmetrical chelipeds, and a single spiniform seta on the propodus of pereopod 3 of some species.

Two additional species belonging to this genus are herein described: *C. panie* n.sp. is very similar to the type species and *C. corindon* n.sp. is more remotely related. Two other specimens in poor condition are described as possible members of the genus.

Crosniera corindon n.sp.
(Figs 28, 29A-H)

Material examined. — **Indonesia.** Makassar Strait (0°14.9'S - 117°51.7'E), 150 m, Okean grab (CORINDON 2, stn 207), 31.X.1980, MNHN Th-1217 (holotype, ♀, cl. 4.5 mm, tl. 14.8 mm).

Etymology. — For the joint French-Indonesian CORINDON cruises in Indonesia.

Distribution. — Indonesia; 150 m depth.

Description

Rostrum slender, acute, reaching as long as eyes. Cephalothorax without mid-dorsal keel; linea thalassinica reaching posteriorly for half of cephalothorax length; without setal-row near anterior margin; cervical groove absent. Abdominal somite 1 without pleuron; setal-row of two setae; somites 3-5 with setal-rows of *ca.* five, five and ten setae; somite 6 without setal-rows, unarmed.

Eyestalk flattened, with convex lateral margin, cornea weak. Antenna 1 with peduncle article 3 reaching beyond distal margin of antenna 2 article 4; scaphocerite an acutely-tipped scale. Epistome not setose. Mouthparts essentially as in *C. minima*. Maxilliped 3 ischium with weakly dentate ridge mesially, merus with one small tooth on lower margin, dactylus narrowly ovate, exopod not reaching distal margin of ischium.

Pereopods 1 dissimilar, right larger on holotype. Larger cheliped ischium and merus unarmed; propodus carinate along upper and lower margins; fixed finger one-third length of whole propodus, with lateral tooth at about one-third of cutting edge; dactylus unarmed. Smaller cheliped fixed finger and dactylus more elongate. Pereopods 2 and 3 much broader than in *C. minima*. Pereopod 3 propodus with distal spiniform seta on lower margin. Pereopod 4 unknown. Pereopod 5 subchelate, dactylus much longer than fixed finger.

Thoracic sternite 7 broad, coxae of pereopods 4 flattened and widely separate.

Pleopod 1 of female geniculate, 2-articulate. Pleopod 2 with short appendix interna. Pleopods of male unknown.

Uropodal rami marginally setose; endopod 1.5 times as long as wide, ovate; exopod 1.5 times as long as wide, irregularly ovate. Telson 0.8 times as long as wide, unarmed, tapering over distal two-thirds to rounded apex.

Remarks

This specimen is placed in *Crosniera* on the basis of the general habitus, eyes, spine-like rostrum, pleopods, coxae 4, thoracic sternite 7, scaphocerite, telson and the broad larger cheliped. The main differences from the type species are the number of setal-rows on the cephalothorax, dactylus of pereopod 5 and the smaller cheliped.

Crosniera minima (Rathbun, 1901)

Callianassa minima Rathbun, 1901: 92, fig. 16. – Schmitt 1935: 5. – Biffar 1971: 651. – de Saint Laurent 1979: 1396. – de Saint Laurent & Le Loeuff 1979: 95. – Manning 1987: 397. – Manning & Felder 1991: 765.

Crosniera minima. – Kensley & Heard 1991: 496, 503-506, figs 5, 6. – Blanco Rambla & Liñero Arana 1994: 16-18, fig. 1.

MATERIAL EXAMINED. — **Puerto Rico.** Mayaguez Harbour, 45-35 m, U. S. Fisheries Commission (*Fish Hawk*, stn 6062), USNM 24668 (syntype, ♀, cl. 2.5 mm).

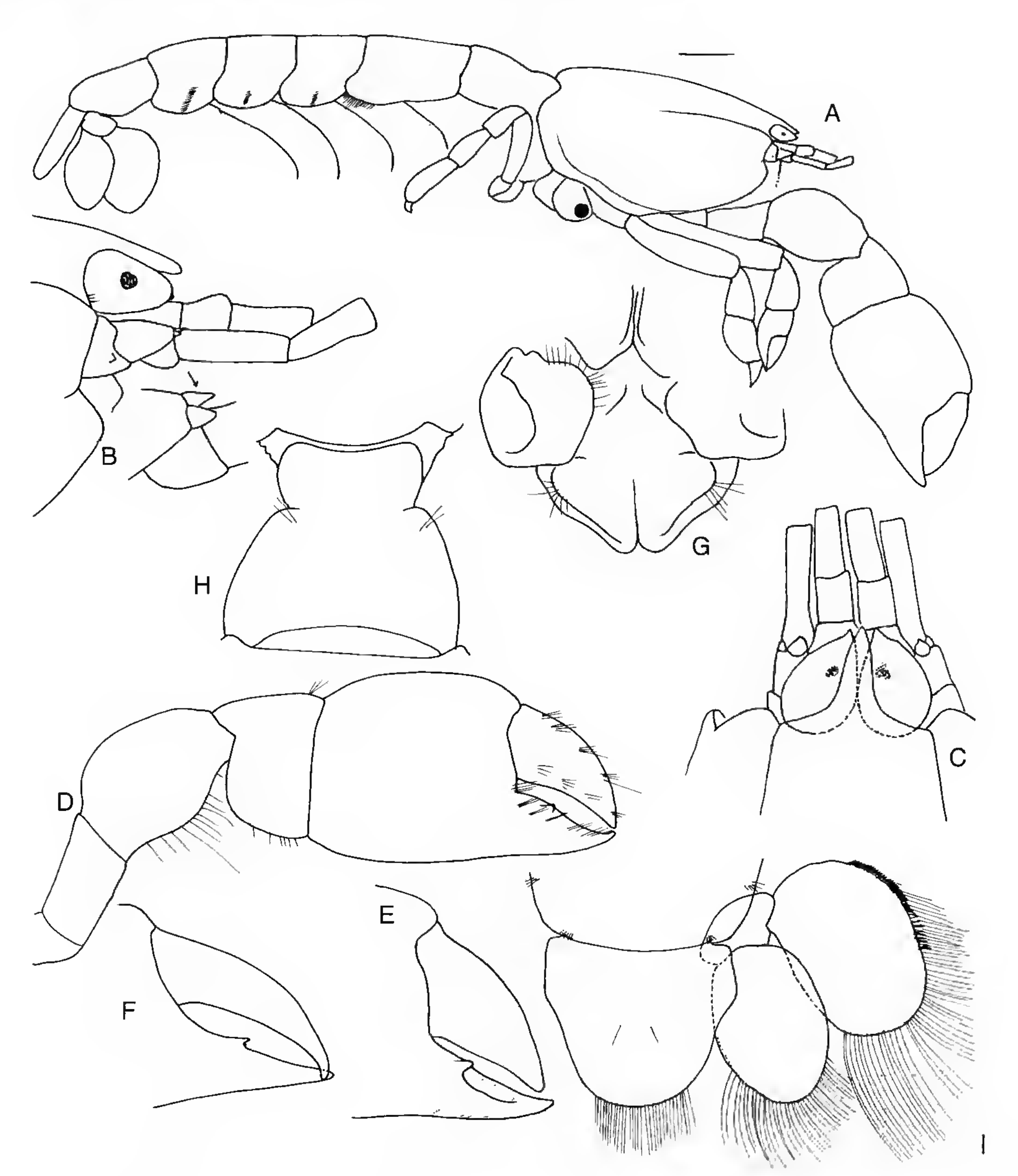


FIG. 28. — *Crosniera corindon* n.sp. **A**, habitus; **B**, **C**, anterior cephalothorax; **D**, right cheliped and **E**, fingers; **F**, fingers of left cheliped; **G**, sternum and coxa of pereopod 4; **H**, abdominal somite 1; **I**, abdominal somite 6, telson and uropod. All figures from holotype.

DISTRIBUTION. — Puerto Rico, Alabama, Venezuela; 35-75 m depth.

REMARKS

The numerous syntypes from Puerto Rico and off Alabama were listed by Kensley & Heard (1991) who described and figured this species in detail. Blanco Rambla & Liñero Arana (1994) recorded the species from Venezuela. The species is distinguished from *C. panie* by the weaker but more numerous spines on the telson, weaker dentition of smaller cheliped, separation of appendices interna and masculina, narrower pereopods, presence of setal-rows on abdominal somites 2-5, 2-articled pleopod 1, and the presence of propodal spines on pereopods 3 and 4.

Crosniera panie n.sp.
(Figs 29I-N, 30)

MATERIAL EXAMINED. — **New Caledonia.** East Lagoon, near Mt Panié (20°33.25'S - 164°49.3'E), 40 m, B. Richer de Forges (ORSTOM, stn 0877), 13.1.1987, MNHN Th-1218 (holotype, ♂, cl. 2.8 mm, tl. 8.5 mm).

ETYMOLOGY. — Mont Panié is the highest mountain in New Caledonia, very near the type locality (noun in apposition).

DISTRIBUTION. — New Caledonia; 40 m depth.

DESCRIPTION

Rostrum slender, acute, reaching just beyond eyes. Cephalothorax with faint mid-dorsal keel on posterior third; linea thalassinica reaching posteriorly for two-thirds of cephalothorax length; vertical setal-row of eleven setae near anterior margin; cervical groove very weak. Abdominal somite 1 with acute pleuron; setal-row of fifteen setae; somites 2-5 without setal-rows; somite 6 with three setal-rows and with small laterally-directed hook on lower margin.

Eyestalk flattened, with convex lateral margin, cornea weak. Antenna 1 with peduncle article 3 reaching distal margin of antenna 2 article 4; scaphocerite reduced to small scale. Epistome setose. Mouthparts essentially as in *C. minima*. Maxilliped 3 ischium with row of spines mesially, merus with two small teeth on lower margin, exopod not reaching distal margin of ischium.

Pereopods 1 dissimilar, left wider and longer than right. Larger cheliped ischium with two spines on lower margin; merus unarmed; propodus carinate along upper and lower margins; fixed finger one-third length of whole propodus, with tooth at about one-third of cutting edge; dactylus with irregular cutting edge. Smaller cheliped ischium with two spines; merus unarmed; propodus carinate; fixed finger with proximal tooth; dactylus widely gaping, narrow, evenly curved, unarmed. Pereopods 2 and 3 similar but slightly broader than in *C. minima*. Pereopod 3 propodus with distal spiniform seta on lower margin. Pereopod 4 propodus without distal spiniform seta on lower margin. Pereopod 5 chelate. Thoracic sternite 7 broad, coxae of pereopods 4 flattened and widely separate.

Pleopods of female unknown. Pleopod 1 of male a simple curved cylindrical article. Pleopod 2 of male with appendix masculina fused to appendix interna, represented only by long stiff setae.

Uropodal rami marginally setose; endopod with anterior margin straight and ending in sharp tooth; exopod subcircular, little longer than wide. Telson as long as wide, with one strong lateral tooth, distal margin narrowly convex.

REMARKS

The very similar species, *C. minima*, was described and figured in detail by Kensley & Heard (1991). Differences were noted above. One difference is more profound than the others, *i.e.*, the pleopod 1 of the male of the new species is simpler, and pleopod 2 has the appendices masculina and interna fused. This might be because the single specimen is a juvenile male rather than full-grown but so little is know of growth stages that this hypothesis cannot be tested.

A rudimentary podobranch on pereopod 4 was noted. This was reported as missing in *C. minima* by Kensley & Heard but may have been overlooked.

Crosniera sp. 1
(Fig. 31)

MATERIAL EXAMINED. — **Indonesia.** Sulu Archipelago (04°38.5'N - 119°49.43'E), 2570 m (ESTASE stn CP6), 5.XII.1984, MNHN Th-1225 (♂, cl. 5.7 mm, without pereopods).

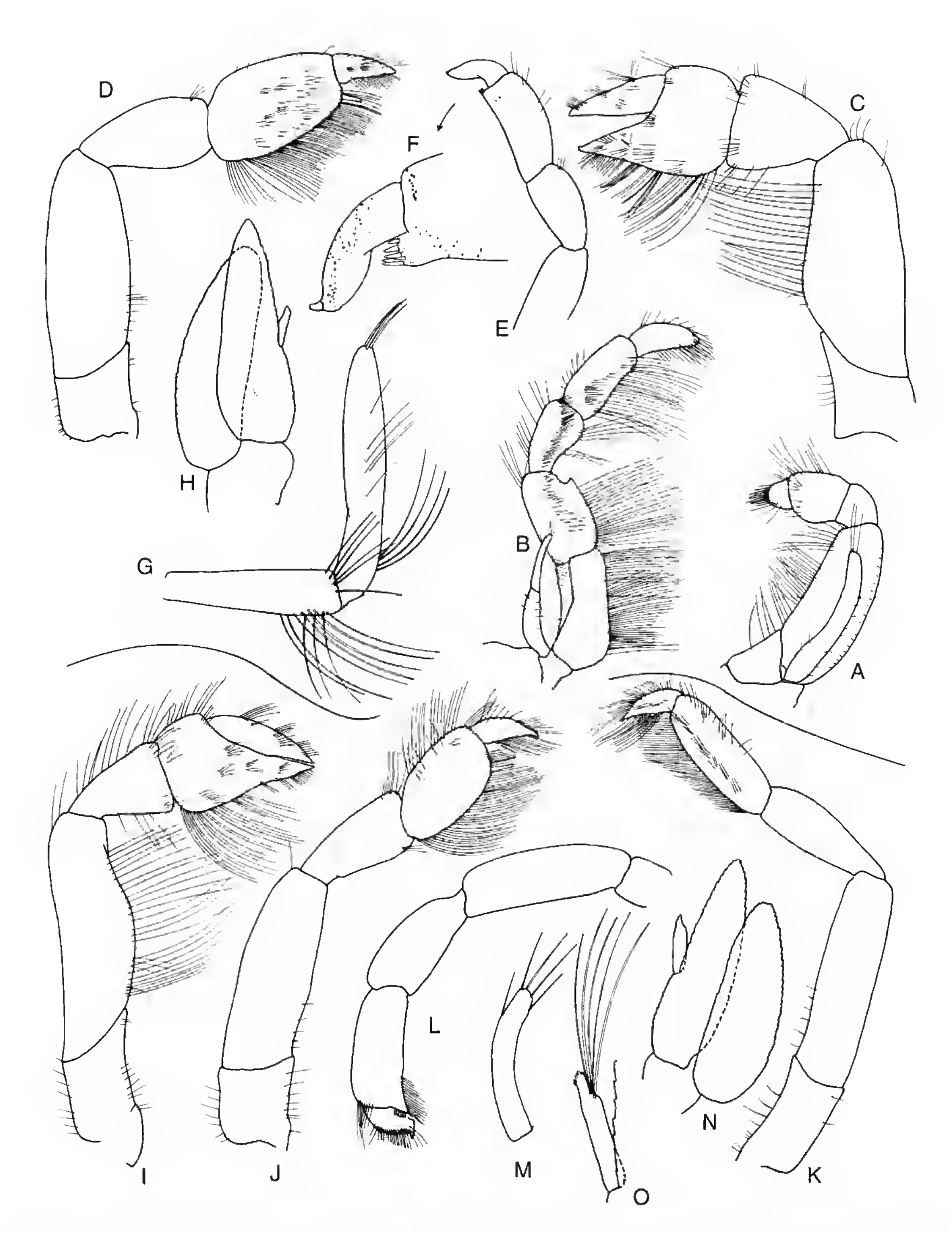


Fig. 29. — *Crosniera corindon* n.sp. **A**, maxilliped 2; **B**, maxilliped 3; **C**, left pereopod 2; **D**, right pereopod 3; **E**, right pereopod 5; **F**, details of fingers; **G**, ♀ pleopod 1; **H**, ♀ pleopod 2. All figures from holotype. *Crosniera panie* n.sp. **I**, right pereopod 2; **J**, right pereopod 3; **K**, left pereopod 4; **L**, left pereopod 5; **M**, ♂ pleopod 1; **N**, ♂ pleopod 2; **O**, fused appendices interna and masculina. All figures from holotype.

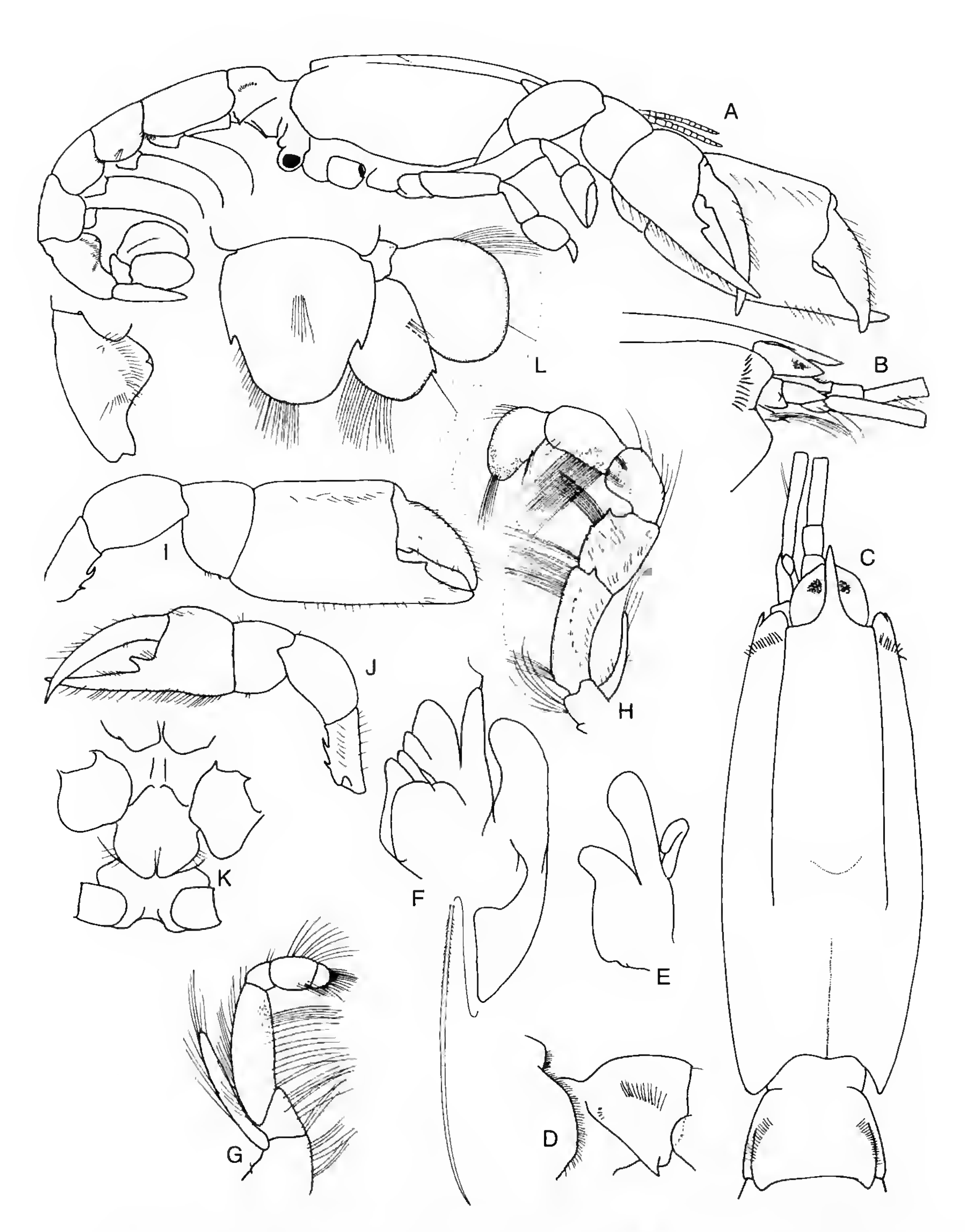


FIG. 30. — *Crosniera panie* n.sp. **A**, habitus; **B**, anterior cephalothorax; **C**, cephalothorax and abdominal somite 1; **D**, abdominal somite 1; **E**, maxilla 1; **F**, maxilla 2; **G**, maxilliped 2; **H**, maxilliped 3; **I**, left cheliped; **J**, right cheliped; **K**, sternum and coxae of pereopods 4 and 5; **L**, telson and uropod. All figures from holotype.

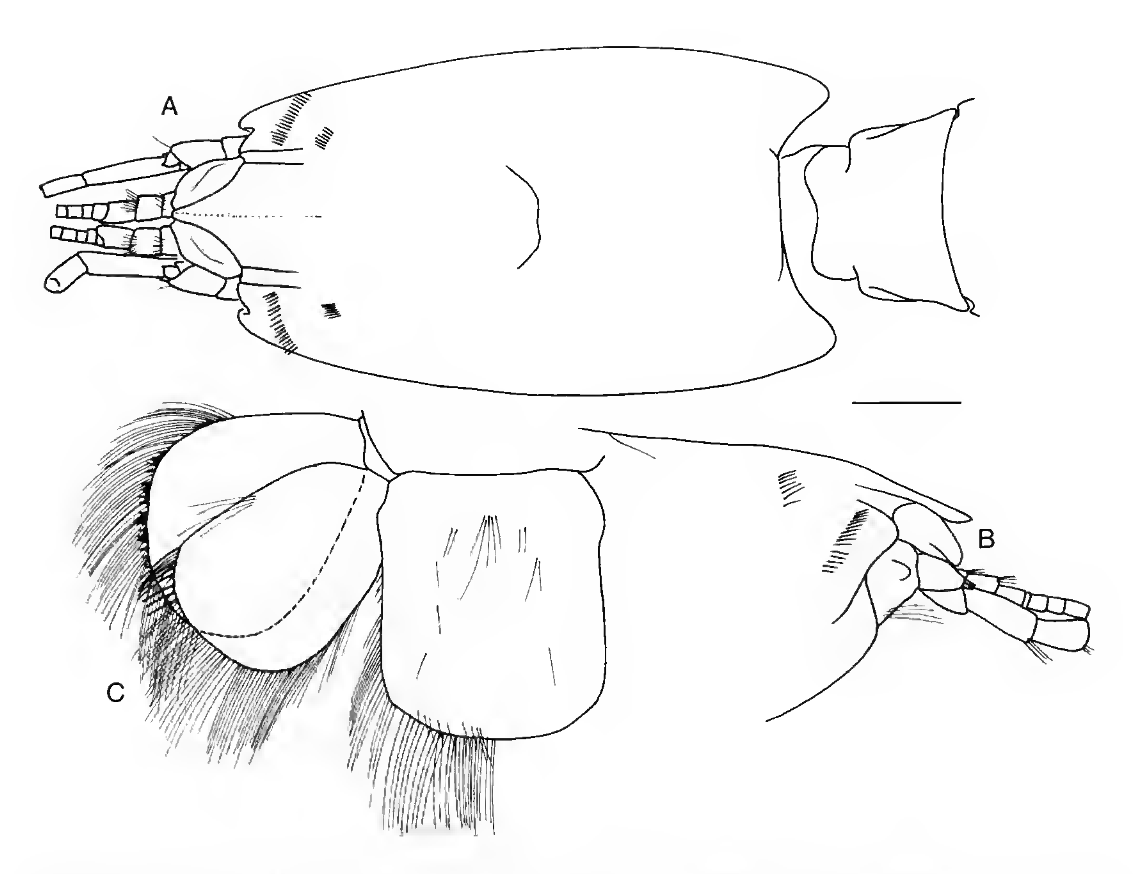


FIG. 31. — *Crosniera* sp. 1. **A**, cephalothorax and abdominal somite 1; **B**, anterior cephalothorax; **C**, telson and uropod. All figures from MNHN Th-1225.

DESCRIPTION

Rostrum broadly triangular, faintly carinate, reaching as far as eyes. Cephalothorax without mid-dorsal keel on posterior third; linea thalassinica very short, about one-tenth of cephalothorax length; vertical setal-row of fourteen setae near anterior margin, another of seven more posteriorly; cervical groove very weak. Abdominal somite 1 with pleuron weak, somite 2 with weakly overlapping pleuron and weak condyle; somites 1-5 without setal-rows; somite 6 with longitudinal setal-row.

Eyestalk flattened, tapering to distomesial lobe, cornea unpigmented. Antenna 1 with peduncle article 3 not reaching distal margin of antenna 2 article 4; scaphocerite a minute acutely-tipped scale. Epistome not setose. Mouthparts essentially as in *C. minima*. Maxillipeds 2 and 3 ischium exopods well developed.

Pereopods unknown.

Thoracic sternite 7 broad, with anteriorly directed hooks laterally, coxae of pereopods 4 flattened, with anterior hooks, and widely separate.

Pleopods of female unknown. Pleopod 1 of male a simple article. Pleopod 2 of male with appendix masculina and appendix interna fused at base, (as in *C. minima*).

Uropodal rami marginally setose; endopod 1.4 times as long as greatest width; exopod little longer than wide. Telson rectangular, 1.2 times as long as wide, with distal margin convex.

Branchial formula:

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	-	1	1	1	1	1	1	-
Podobranch	-	-	1	1	1	1	1	-
Arthrobranch	-	1	2	2	2	2	2	-

REMARKS
The cephalothorax displays the rostrum (a little broader than in the other species), setal-row, eye, scaphocerite, and general shape of typical *Crosniera*. The linea thalassinica is in a similar position but does not extend far beyond the anterior margin. The male appendix interna and appendix masculina are the same as in *C. minima*. The telson is broader than in the named species of *Crosniera* and the epipods and podobranchs are better developed. There appears not to be a setal-row on abdominal somite 1. The generic placement of this specimen is tentative until the pereopods can be described but it seems best placed in *Crosniera* for the time being. The specimen comes from 2570 m depth, much deeper than for any other thomassiniid.

Crosniera sp. 2

MATERIAL EXAMINED. — **Mexico.** Angeles Bay, Gulf of California, 4 m (AHF stn 539.36), 3.III.1936, LACM (♂ in very poor condition, cl. 3.3 mm).

REMARKS
The general habitus is similar to that of typical species of *Crosniera* in the possession of a spike-like rostrum, linea thalassinica close to eyestalks (short in this case), broad cheliped similar to the smaller one of *C. minima* and maxilliped 3 similar to *C. minima*. The propodi of pereopods 3 and 4 are slightly broadened (not lobate as in callianassids) and with distal spiniform setae. This is the only species with more than one distal spiniform seta on these propodi. The telson is rectangular rather than tapering, as in *Crosniera* sp. 1 and lacks the lateral spines seen in the type species.
The poor condition of the single specimen does not allow it to be described and its placement in *Crosniera* is tentative.

Genus *Mictaxius* Kensley *et* Heard, 1991

Mictaxius Kensley *et* Heard, 1991: 527.

TYPE SPECIES. — By original designation and monotypy: *Mictaxius thalassicola* Kensley *et* Heard, 1991.

DIAGNOSIS
Rostrum obsolete. Linea thalassinica usually complete. Eyestalks moderately flattened, cornea present. Antenna 1 scaphocerite minute and articulating. Maxilliped 1 exopod of one article. Maxilliped 3: exopod reduced or absent; ischium and merus without brush of stiff setae. Pereopods 1 dissimilar. Pereopods 2-4 with setal-rows, pereopod 3 propodus very broad; abdominal somites 1-5 with setal-rows; abdominal somite 6 with three setal-rows. Uropodal endopod without transverse row of short spiniform setae; exopod apically bilobed or twisted. Pleopod 1 of male absent. Appendices interna and masculina fused, appendix masculina with stiff setae.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	-	1	1	1	1	1	r	-
Podobranch	-	-	r	r	r	r	-	-
Arthrobranch	-	-	2	2	2	2	2	-

COMPOSITION
M. arno n.sp.; *M. thalassicola* Kensley *et* Heard, 1991.

REMARKS
The new diagnosis differs from that of Kensley & Heard (1991) in the omission of family characters. Its species appear superficially like callianassids but are distinguished by the form of the linea thalassinica, absence of ocular lobes at the front of the cephalothorax, undifferentiated pleopod 2, the well developed appendix interna and fused appendix masculina.
The genus resembles *Crosniera* in the form of pleopods, antennae and thoracic sternite and coxae. Its differences from this genus are slight: the linea thalassinica is usually complete, the cornea is better developed, the uropodal exopod is twisted, the maxillipedal 3 exopod is absent, pereopods 2-4 are very broad and pereopod 5 is non-chelate, and the male pleopod 1 is absent.
Kensley & Heard (1991) reported the uropodal exopod of *M. thalassicola* as "bilobed", implying similarity to callianassids. In the very similar species, *M. arno*, seen by me, the exopod is twisted so that the marginal setae are not in a single row, a situation different from that in callianassids.

Mictaxius arno n.sp.
(Figs 32, 33A-G)

MATERIAL EXAMINED. — **Marshall Islands.** Arno Atoll, SE of Arno lagoon, 36 m, J. W. Wells, 22.VII.1950 (USNM acc. No. 19015), USNM 95570 (holotype, ♂, cl. 4.1 mm, tl. 14.5 mm).

ETYMOLOGY. — For Arno Atoll, type locality (noun in apposition).

DISTRIBUTION. — Marshall Islands; 36 m depth.

DESCRIPTION

Cephalothorax with a short triangular rostrum. Linea thalassinica running full length of cephalothorax; antennal angle rounded; anterior setal-row of ten setae; cervical groove weakly marked. Abdominal somite 1 with triangular pleuron, with setal-row of six setae; somite 2

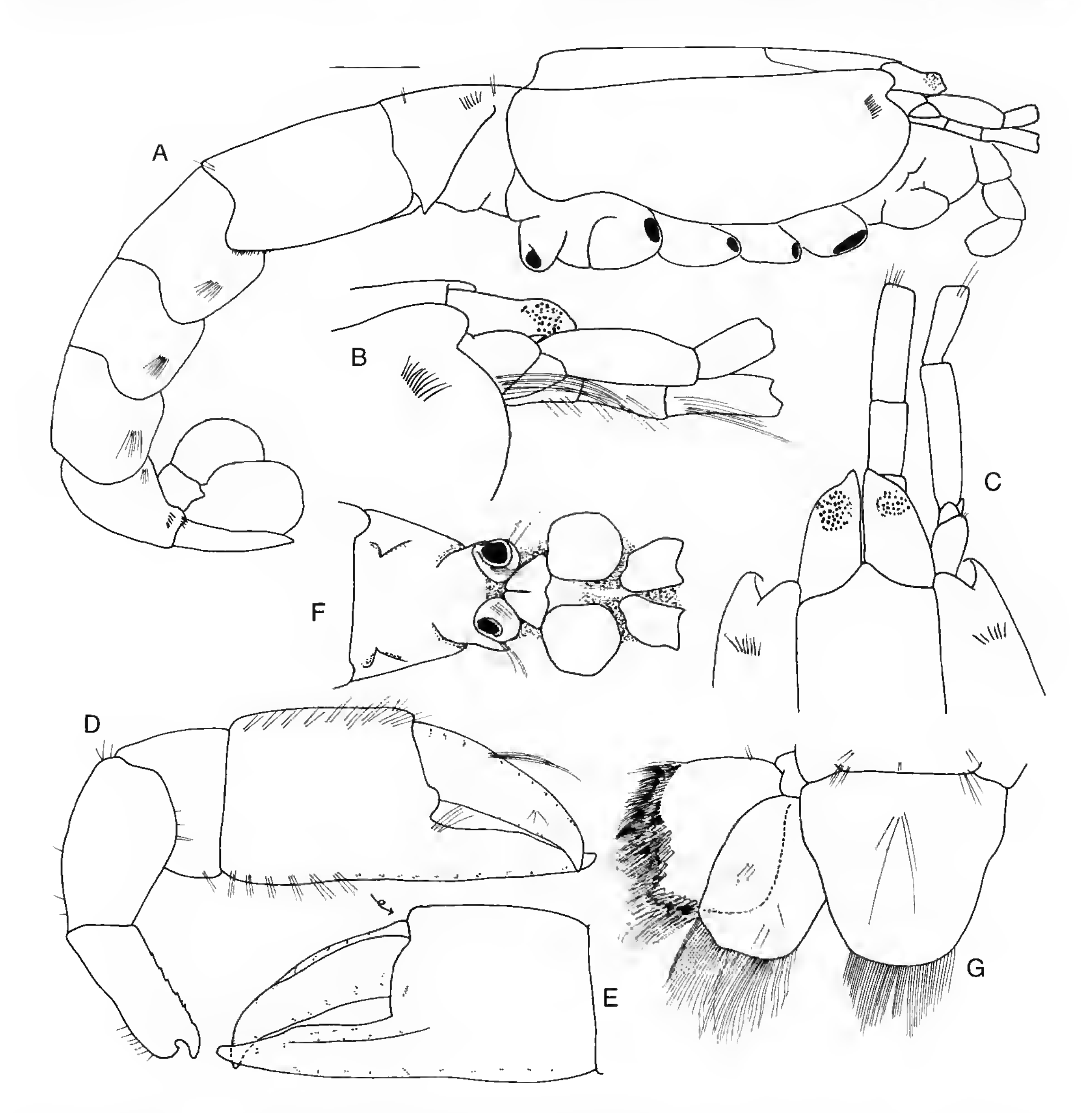


FIG. 32. — *Mictaxius arno* n.sp. **A**, habitus; **B**, **C**, anterior cephalothorax; **D**, left cheliped; **E**, propodus and dactylus of left cheliped; **F**, sternum, coxae of pereopods 3-5, abdominal somite 1; **G**, telson and uropod. All figures from holotype.

with broad pleuron; somites 2-5 without setal-rows; somite 6 with short setal-row.

Eyestalk tapering to narrowly rounded mediodistal apex, cornea moderately pigmented, distal to midlength. Antenna 1 with peduncle article 3 longest. Antenna 2 peduncle as long as first; scaphocerite a small mobile semicircular scale. Epistome setose. Mouthparts as in *M. thalassicola*. Maxilliped 2 with well developed exopod. Maxilliped 3 ischium without crista dentata; ischium and merus unarmed; carpus-dactylus broad, as long as ischium-merus; exopod a small digitiform process.

Larger cheliped with ischium lower margin finely serrate; carpus with strongly convex lower margin; propodus flat, fixed finger 0.8 length of palm, with weak distal tooth on cutting edge; dactylus tapering. Smaller cheliped unknown. Pereopod 2 with setal-row of six setae on propodus. Pereopod 3 propodus about as long as wide, with one distal spiniform seta on lower margin, with setal-row of four setae. Pereopod 4 propodus 2.2 times as long as wide, with one distal spiniform seta on lower margin, with setal-row of four setae. Pereopod 5 not chelate, dactylus longer than fixed finger. Thoracic sternite 7 broad, coxae of pereopods 4 rounded and separate.

Pleopod 1 of male absent. Pleopod 2 of male with appendices masculina and interna totally fused, with three terminal stiff setae and apical hooks.

Uropodal endopod with more or less parallel sides, 1.4 times as long as wide, apex obtusely angled, setose; exopod as wide as long, twisted so that rows of marginal spiniform setae overlap. Telson as long as basal width, tapering to narrow rounded apex.

Branchial formula typical except for rudimentary arthropod 2 and poorly developed podobranchs and epipods.

Remarks

The new species differs from *M. thalassicola* in the presence of a rudimentary arthrobranch 2, poorly developed podobranchs and epipods, longer and less rounded telson, uropodal exopod twisted rather than notched, endopod squarer, fewer setal-rows, and broader pereopods.

Mictaxius thalassicola Kensley *et* Heard, 1991

Mictaxius thalassicola Kensley *et* Heard 1991: 497, 527-530, figs 22-24.

Distribution. — Atlantic coast of Panama; shallow water.

Remarks

No material of this species was examined but the presence of a linea thalassinica, the form of the chelipeds and numerous other characters require that it and the genus of which it is type species be placed in the Thomassiniidae rather than any other family.

cf. *Mictaxius* sp. 1 (Figs 33H-J)

Material examined. — **Tahiti.** Moorea I., Tiahura (17°30'S - 149°50'E), B. A. Thomassin (stn Tia 23), MNHN Th-1302 (♂ without pereopods, cl. 2.2 mm, tl. 8.0 mm; juvenile ♀ without pereopods, cl. 2.0 mm, tl. 7.2 mm).

Description

Cephalothorax 0.28 total length, about as deep as wide; rostrum a broadly based triangle, cervical groove visible only as transverse groove at 0.6 length of cephalothorax; linea thalassinica beginning at lateral margin of eyes, longitudinal and reaching cervical groove; dorsoposterior margin excavate, continuous with posterolateral margins; without setal-rows.

Abdominal somite 1 narrower than second, without anterolateral lobes, pleuron broadly rounded, without dorsolateral setal-rows. Abdominal somite 2 about as long as first, pleuron overlapping first somite. Abdominal somites 2-6 flattened, without setal-rows.

Eyestalks slightly flattened, adpressed, acute distoventrally, cornea distolateral.

Antenna 1 with article 1 shorter than eyestalk; article 2 shorter, 3 subequal to 1; flagella each of about eleven articles, longer than peduncle. Antenna 2 with minute acicle; article 4 reaching just beyond article 2 of antenna 1; article 5 half as long as 4.

Pleopod 1 of male absent. Pleopods 1 of juvenile female minute. Pleopod 2 endopod elongate-

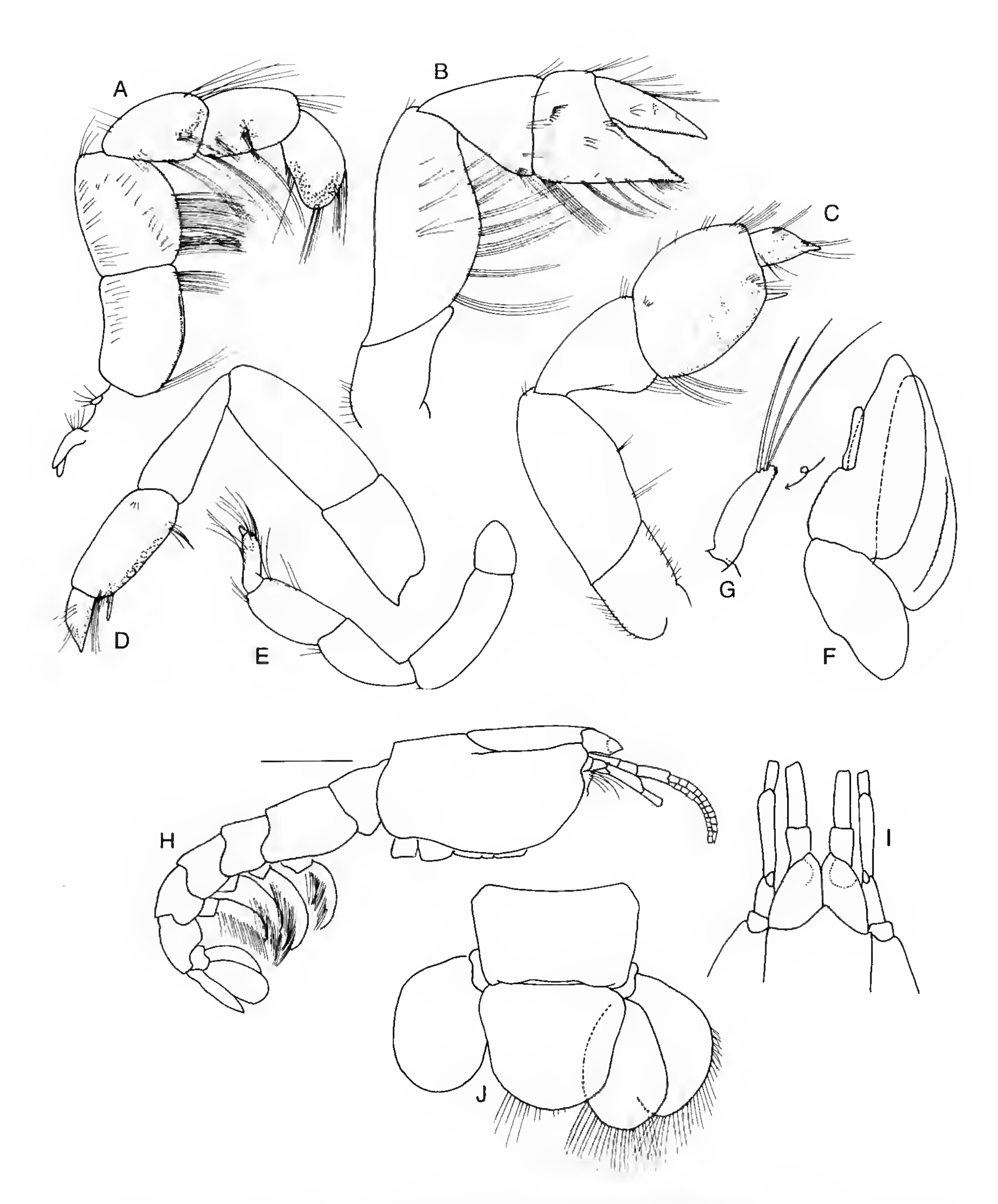


Fig. 33. — *Mictaxius arno* n.sp. **A**, maxilliped 3; **B**, right pereopod 2; **C**, right pereopod 3; **D**, left pereopod 4; **E**, right pereopod 5; **F**, pleopod 2; **G**, appendices interna and masculina. All figures from holotype. cf. *Mictaxius* sp. 1. **H**, habitus; **I**, anterior cephalothorax; **J**, abdominal somite 6, telson and uropod. All figures from MNHN Th-1302.

triangular, appendix interna 5 times as long as wide; appendix masculina represented by a ridge on anterior face of appendix interna; exopod 3 times as long as wide, triangular. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2.

Uropodal endopod ovate, 1.5 times as wide as long; exopod ovate, 1.5 times as long as wide, both setose. Telson length 0.8 times width, evenly tapering to rounded apex.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	-	-	1	1	1	1	-	-
Podobranch	-	-	1	r	r	r	-	-
Arthrobranch	-	-	1	2	2	2	2	-

Remarks

These specimens have a similar habitus, rostrum, eyestalk, antennae and telson to the two known species of *Mictaxius* but differ in several features. The linea thalassinica is incomplete, the uropodal exopod is not twisted or bilobed, and there are fewer arthrobranchs. While the species is represented by such incomplete specimens, its generic placement is uncertain.

These specimens were collected with *Thomassinia moorea* n.sp.

Genus *Thomassinia* de Saint Laurent, 1979

Thomassinia de Saint Laurent, 1979: 1396. – Kensley & Heard 1991: 528, 529.

Type species. — By original designation: *Thomassinia gebioides* de Saint Laurent, 1979.

Diagnosis

Rostrum obsolete. Linea thalassinica almost complete. Eyestalks moderately flattened, contiguous, cornea distal. Antenna 1 scaphocerite absent. Maxilliped 1 exopod of one article. Maxilliped 3: exopod absent; ischium and merus with brush of stiff setae. Pereopods 1 unequal. Pereopod 3 propodus very broad. Pereopods 2-4 without setal-rows; abdominal somite 1 with setal-row; abdominal somites 2-5 without setal-rows; abdominal somite 6 with three setal-rows. Uropodal endopod with transverse row of short spiniform setae; exopod ovate, not bilobed. Appendices masculina and interna fused, appendix masculina without stiff setae.

Composition

T. aimsae n.sp.; *T. gebioides* de Saint Laurent, 1979; *T. moorea* n.sp.

Remarks

This diagnosis of *Thomassinia* is considerably expanded and modified over that of de Saint Laurent (1979). For a general habitus of the genus see figure 34 of *T. aimsae* but the type species is illustrated in greatest detail. The genus is most easily recognised by the unique form of maxilliped 3, which bears a thick brush of straight stiff setae on the merus and ischium. It was originally placed in its own subfamily within the Callianassidae but differs from members of this family in several ways. The form of the linea thalassinica, close to the base of the eyestalks, absence of ocular lobe, homogeneity of pleopods 2-5, and presence of epipods separate this genus (and others in the family) from the Callianassidae.

Thomassinia aimsae n.sp.
(Figs 34, 35)

Material examined. — **Australia.** Queensland, Davies Reef (18°50'S - 147°39'E), 5 m, (AIMS site 2), NMV J21766 (holotype, ♀, cl. 4.0 mm, tl. 19 mm).

Etymology. — For AIMS, the Australian Institute of Marine Science, Townsville, Queensland, which collected the only specimen.

Distribution. — Great Barrier Reef, Australia; 5 m depth.

Description

Cephalothorax 0.2 total length, about as deep as wide; rostrum very weak, cervical groove visible only as transverse groove at 0.7 length of cephalothorax; linea thalassinica beginning at lateral margin of eyes, longitudinal and reaching two-thirds along cephalothorax; dorsoposterior margin excavate, continuous with posterolateral margins; submarginal vertical setal-row of about twenty-five setae.

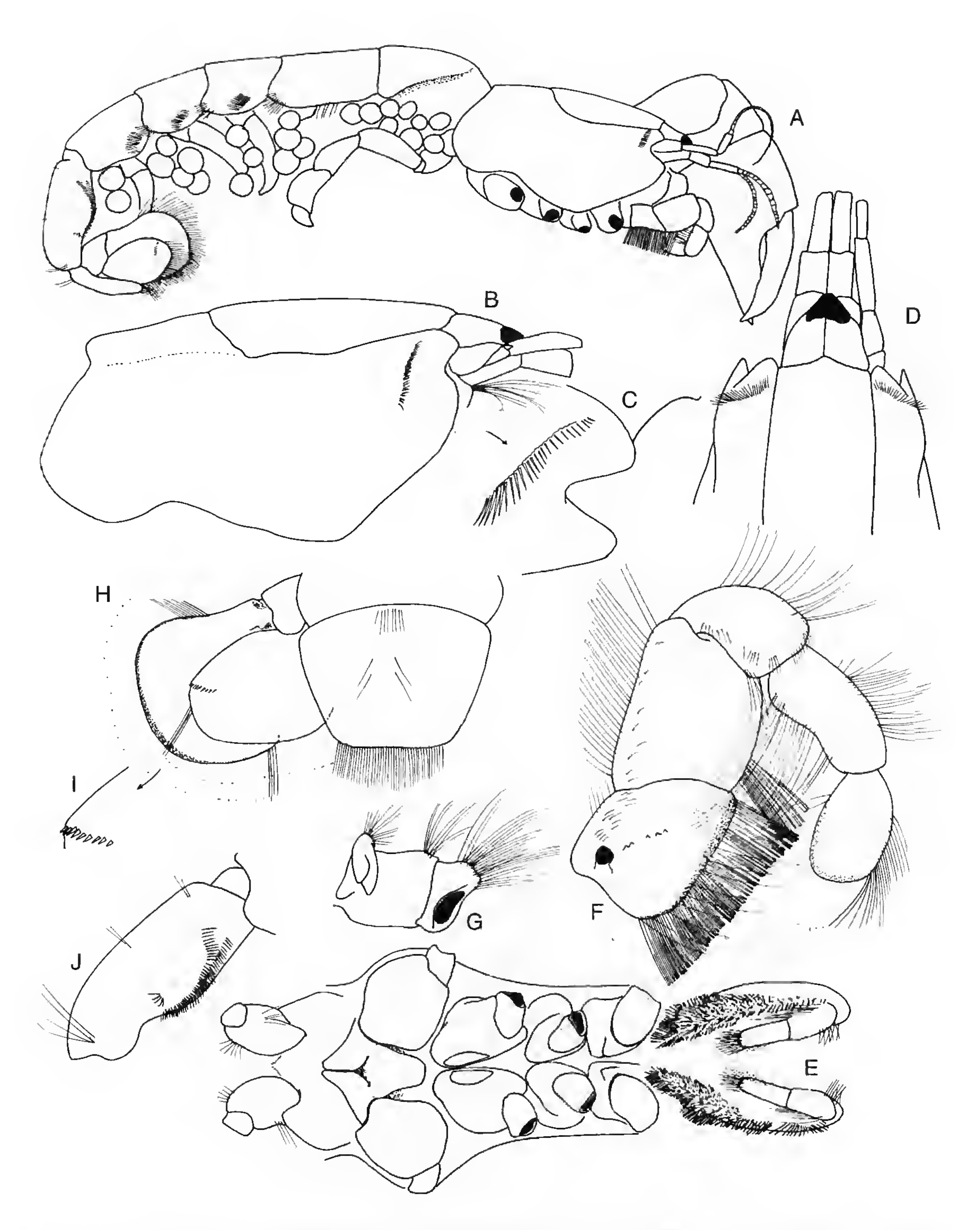


Fig. 34. — *Thomassinia aimsae* n.sp. **A**, habitus; **B**, cephalothorax; **C**, setal-row on anterior of cephalothorax; **D**, anterior cephalothorax; **E**, sternum, coxae and bases of peropods 1-5, maxillipeds 3; **F**, maxilliped 3; **G**, coxa and basis of maxilliped 3; **H**, telson and uropod; **I**, spiniform setae on uropodal endopod; **J**, right view of abdominal somite 6. All figures from holotype.

Abdominal somite 1 with dorsolateral setal-rows of five setae. Abdominal somites as in *T. gebioides*. Abdominal somite 6 with marginal setal-row of about thirty setae, oblique row of thirty and transverse row of five setae.

Eyestalks flattened, contiguous, acute mediodistally, cornea distal, weak.

Antenna 1 with article 1 as long as eyestalk;

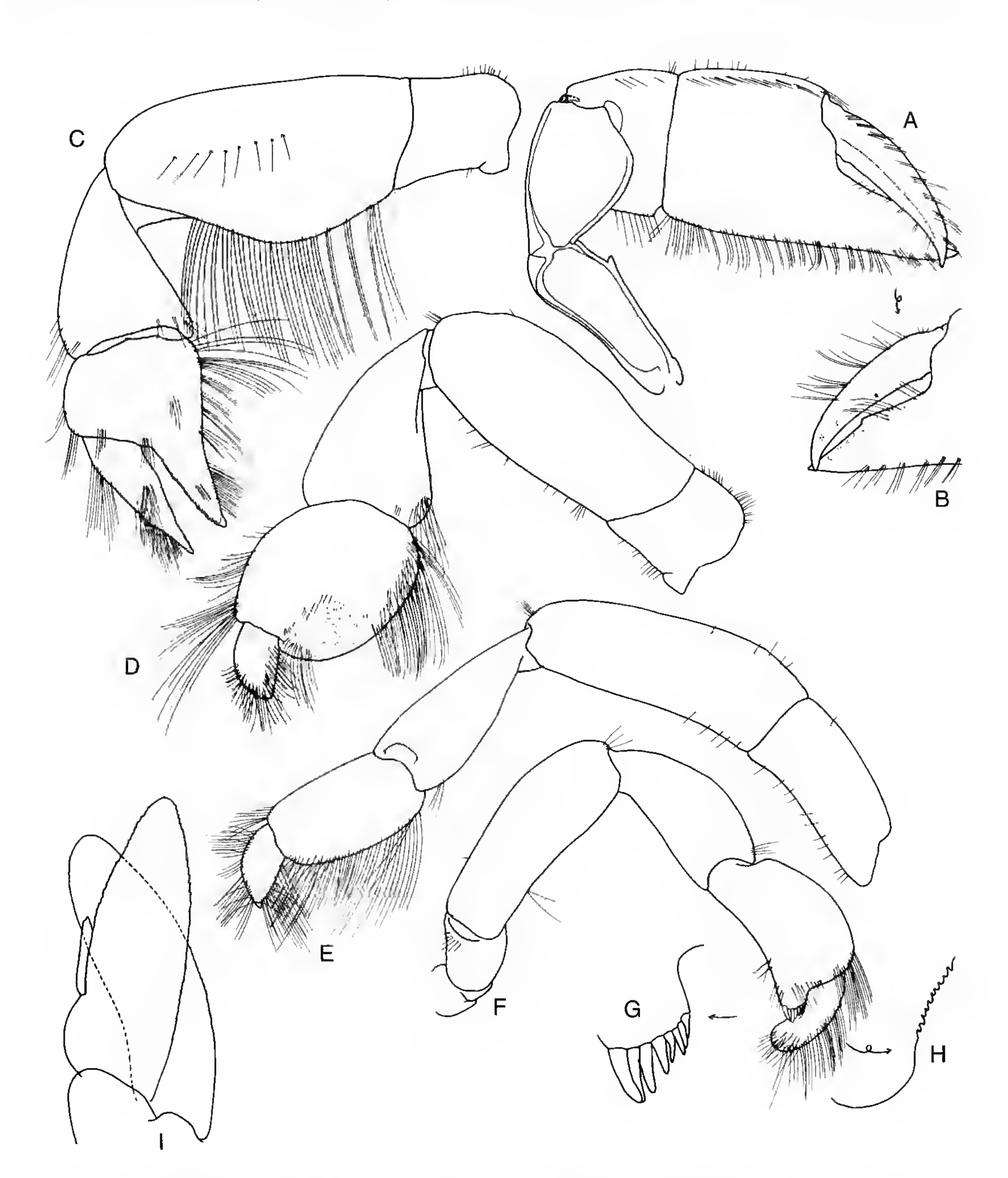


FIG. 35. — *Thomassinia aimsae* n.sp. **A**, left smaller cheliped; **B**, fingers; **C**, left pereopod 2; **D**, left pereopod 3; **E**, left pereopod 4; **F**, left pereopod 5; **G**, **H**, detail of fingers of pereopod 5; **I**, ♀ pleopod 2. All figures from holotype.

article 2 shorter, 3 subequal to 1; flagella each of twelve-fifteen articles, as long as peduncle. Antenna 2 without scaphocerite; article 4 reaching just beyond article 2 of antenna 1; article 5 half as long as 4; flagellum about as long as peduncle. Epistome with long setae.

Mouthparts as in *T. gebioides* except maxilliped 3 ischium with crista dentata of 5 minute teeth.

Only smaller cheliped known: ischium with weak lower tooth; merus 1.5 times as long as wide, with strongly convex lower margin, upper margin weakly convex; carpus unarmed; propodus broad, width half length; fixed finger half length of propodus, its cutting edge with obsolete tooth midway; dactylus cutting edge smooth, curved distally, equal to fixed finger.

Pereopods 2-5 similar to *T. gebioides* but propodus of 3 almost as wide as long and dactylus of 5 closing on eight spiniform setae.

Pleopods of male unknown. Pleopods of female as in *T. gebioides*.

Uropodal endopod triangular with broadly rounded lateral and mesial corners, with a transverse row of nine spiniform setae on anterolateral corner; exopod with anterolateral corner weakly produced, with dense marginal setae distally. Telson length 0.75 times width, evenly tapering to truncate apex.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	-	r	r	r	r	r	-	-
Podobranch	-	r	r	r	r	-	-	-
Arthrobranch	-	1	2	2	2	2	2	-

REMARKS

There are only small differences between this, an Australian species, and the type species from Madagascar. This specimen is notable for the possession of minute denticles indicating a very weak crista dentata on maxilliped 3. The single cheliped is assumed to be the smaller on the basis of comparison with other species. Figure 34E shows the ventral arrangement of the limbs, in particular the separation of the coxae of pereopods 4 and the attitude of the brush of maxillipeds 3.

T. aimsae is the only species in the genus in which pereopod 3 lacks a podobranch. The linea thalassinica is very indistinct posterior to the cervical groove.

The specimen was well preserved before dissection and exhibited the solid connection between the cephalothorax and abdomen. Only slight articulation seems possible here and the animal seems designed to walk about the surface of the sediment cleaning detritus with the maxillipedal brush. Pereopod 5 is compact and can be held against a lateral concavity on abdominal somite 1.

Thomassinia gebioides de Saint Laurent, 1979
(Figs 36, 37)

Thomassinia gebioides de Saint Laurent, 1979: 1396.

MATERIAL EXAMINED. — **Madagascar.** Tuléar, B. A. Thomassin, MNHN Th-819 (holotype, ♂, tl. 8 mm); MNHN Th-818, with slide of figured specimen (12 paratypes of which 1 ♀ and a pair of first chelipeds are figured); NMV J34097 (9 topotypes).

DESCRIPTION

Cephalothorax 0.2 total length, about as deep as wide; rostrum almost non-existent, cervical groove visible only as transverse groove at 0.6 length of cephalothorax; linea thalassinica beginning at lateral margin of eyes, longitudinal and reaching three-quarters along cephalothorax; dorsoposterior margin excavate, continuous with posterolateral margins; submarginal vertical setal-row of six setae.

Abdominal somite 1 narrow, waisted to accept folded pereopod 5 laterally, depressed anteriorly, without anterolateral lobes; pleuron broadly rounded; dorsolateral setal-rows of five setae. Abdominal somite 2 about as long as first, pleuron not overlapping first somite. Abdominal somites 2-5 flattened, with group of long setae on posterior margin of pleuron, without setal-rows. Abdominal somite 6 with marginal setal-row of about forty setae, oblique row of thirty and transverse row of five setae.

Eyestalks slightly flattened, adpressed, acute distoventrally, cornea distal, ommatidia scattered.

Antenna 1 with article 1 shorter than eyestalk; article 2 shorter, 3 subequal to 1; flagella each of twelve-fifteen articles, longer than peduncle. Antenna 2 without scaphocerite; article 4 rea-

ching just beyond article 2 of antenna 1; article 5 half as long as 4; flagellum about as long as peduncle. Epistome with long setae.

Mandible incisor process with irregularly toothed cutting edge. Maxilla 2 endopod shorter than most distal endite; scaphognathite with one long

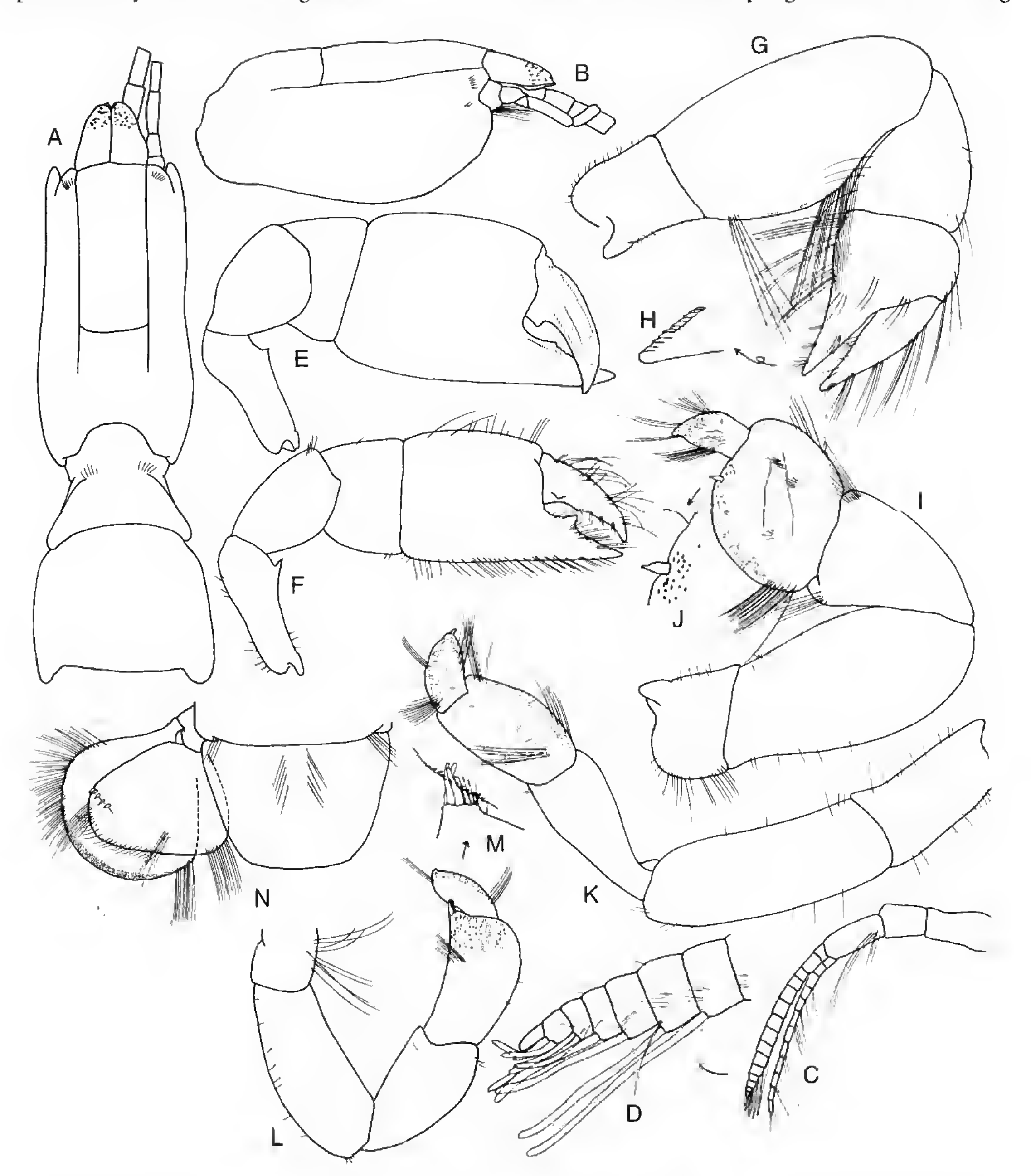


Fig. 36. — *Thomassinia gebioides* de Saint Laurent, 1979. **A**, cephalothorax and abdominal somites 1 and 2; **B**, cephalothorax; **C**, antenna ; **D**, detail of tip of flagellum; **E**, left larger cheliped; **F**, left smaller cheliped; **G**, left pereopod 2; **H**, tip of dactylus; **I**, right pereopod 3; **J**, spiniform seta on propodus; **K**, left pereopod 4; **L**, right pereopod 5; **M**, detail of fingers; **N**, telson and uropod. Figures A-D, F, N from holotype; others from MNHN Th-818.

posteriorly-directed seta. Maxilliped 1 with endopod 2-articled, as long as basal endite, exopod broad, longer than endite, epipod with small narrow distal lobe and much longer proximal lobe. Maxilliped 2 exopod as long as endopodal merus; epipod broad, with podobranch. Maxilliped 3 ischium without crista dentata; merus about same length as ischium, without mesial tooth; ischium-merus together broad, with dense brush of stiff setae along ischium and proximally on merus, each apically square rather than tapered; tapering setae elsewhere on all articles; carpus-dactylus about as long as ischium-merus, of similar width throughout; exopod absent; rudimentary epipod with rudimentary podobranch.

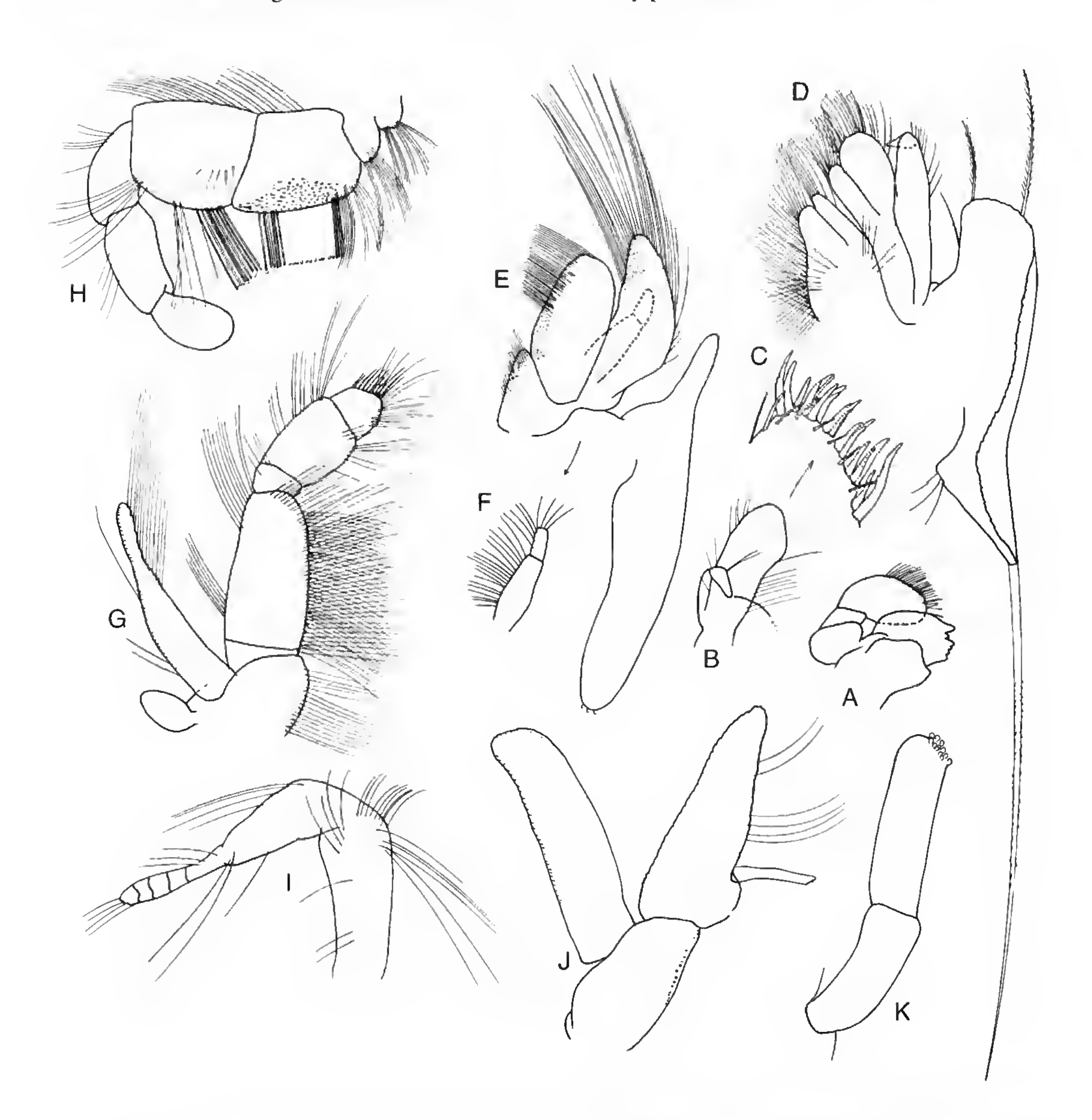


FIG. 37. — *Thomassinia gebioides* de Saint Laurent, 1979. **A**, mandible; **B**, maxilla 1; **C**, detail of tip of endite; **D**, maxilla 2; **E**, maxilliped 1; **F**, its endopod; **G**, maxilliped 2; **H**, maxilliped 3; **I**, ♀ pleopod 1; **J**, ♀ pleopod 2; **K**, ♂ appendices interna and masculina of pleopod 2. All figures from MNHN Th-818.

Chelipeds barely unequal. Larger cheliped ischium with weak lower tooth; merus 1.3 times as long as wide, with strongly convex lower margin, upper margin weakly convex; carpus unarmed; propodus broad, width 0.6 length; fixed finger third length of propodus, its cutting edge with obsolete tooth on proximal half; dactylus cutting edge with proximal tooth, curved distally, equal to fixed finger. Smaller cheliped with narrower merus, longer carpus, more elongate propodus, and with long marginal setae.

Pereopod 2 merus broad, twice as long as wide; carpus half as long as merus; propodus longer than carpus; fixed finger cutting edge finely toothed; dactylus as long as fixed finger, tip straight.

Pereopod 3 proximal articles broad; propodus wider than long, with spiniform seta on distal end of setose lower margin; dactylus much narrower than propodus.

Pereopod 4 coxa broad and flat, separated by broad anterior extension of sternal ridge, articles more linear than in pereopods 2 and 3; propodus 1.7 times as long as wide, setose; dactylus with apical spiniform seta.

Pereopod 5 compact, weakly chelate; dactylus finely serrulate, closing on three spiniform setae.

Thoracic sternite 7 especially broad, coxae of pereopods 4 well separated.

Pleopod 1 of male absent. Pleopods 1 of female geniculate. Pleopod 2 endopod triangular, appendix interna 5 times as long as wide; exopod 3.5 times as long as wide, strap-like. Pleopods 3-5 essentially similar to pleopod 2.

Uropodal endopod triangular with broadly rounded lateral and mesial corners, with a transverse row of five spiniform setae near lateral apex; exopod subcircular, anterolateral corner rounded evenly, with dense marginal setae distally. Telson length 0.8 times width, evenly tapering to rounded-truncate apex.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	-	r	r	r	r	r	-	-
Podobranch	-	r	r	r	r	r	-	-
Arthrobranch	-	1	2	2	2	2	2	-

REMARKS

This is the first detailed description of this species which is only subtly different from the other two species described here.

Thomassinia moorea n.sp.
(Fig. 38)

MATERIAL EXAMINED. — **Tahiti.** Moorea I., Tiahura (17°30'S - 149°50'E), B. A. Thomassin (stn Tia 23), MNHN Th-1220 (holotype, ♂, tl. 11.3 mm).

ETYMOLOGY. — For Moorea I., the type locality (noun in apposition).

DISTRIBUTION. — Tahiti.

DIAGNOSIS

Eyestalks closely adpressed and with acute mesial apex, angled distolaterally. Cephalothorax with submarginal setal-row of about fifteen setae. Larger cheliped fixed finger 0.4 length of propodus. Smaller cheliped with very weak tooth on fixed finger which is half length of propodus. Uropodal endopod with transverse row of nine spiniform setae. Telson length 0.6 width, distal margin almost straight. Pereopod 3 with podobranch.

Branchial formula (r = rudimentary):

Thoracomere	1	2	3	4	5	6	7	8
Epipod	-	r	r	r	r	r	-	-
Podobranch	-	r	r	r	r	r	-	-
Arthrobranch	-	1	2	2	2	2	2	-

REMARKS

Only a short diagnosis is presented as the species is very similar to *T. gebioides*. The elongate fingers and shape of the merus on the smaller chelipeds are similar to those seen in *T. aimsae* but the shorter telson and presence of podobranch 6 distinguish it from this species.

Acknowledgements

Early stages of this work were completed while the author held a three-month appointment as Maître de Conférences at the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, in 1990. I thank Alain Crosnier (ORSTOM) for facilitating this visit and support while there. I also thank Michèle de Saint Laurent (MNHN) for making the extensive collections of the museum available and am

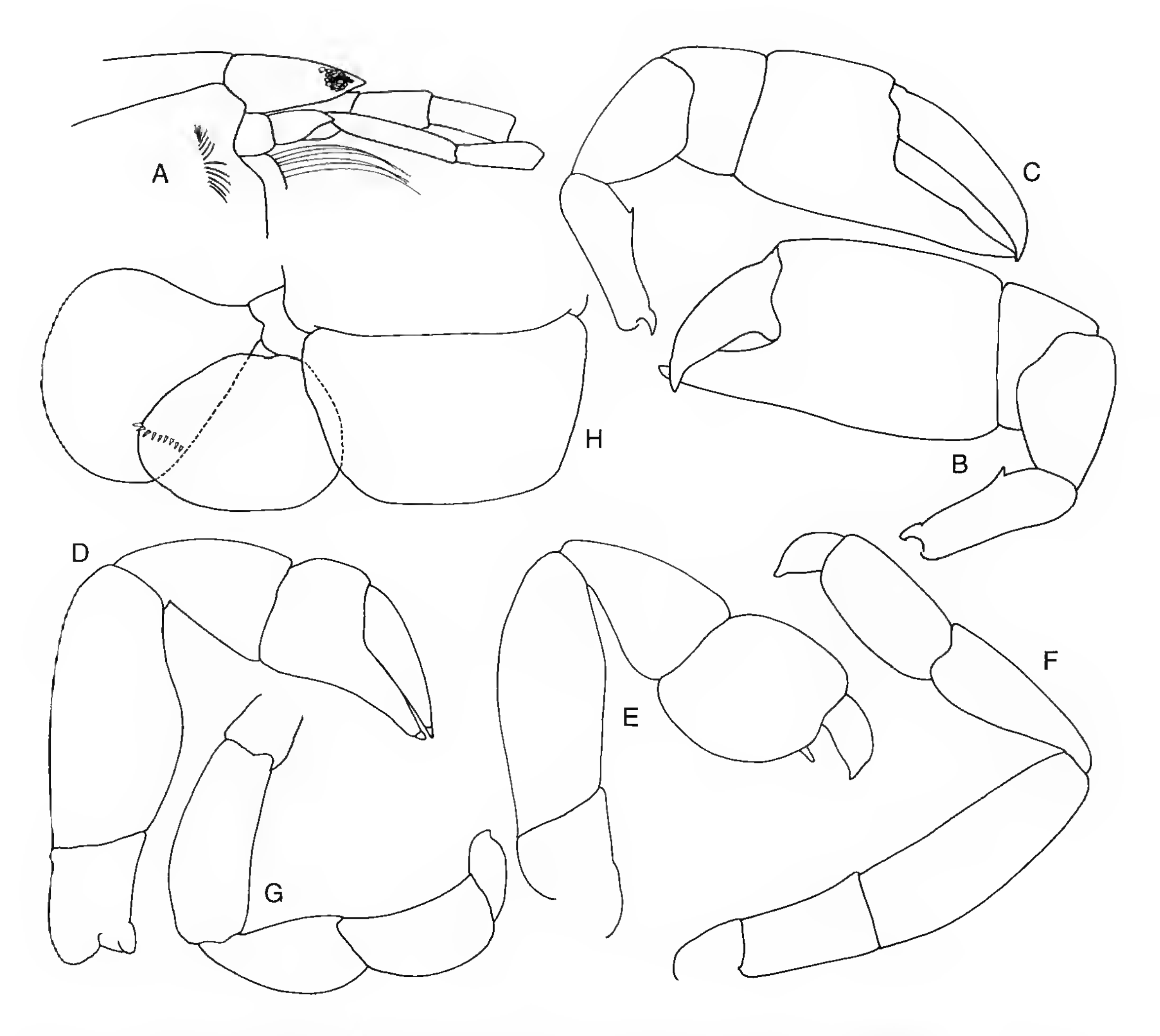


FIG. 38. — *Thomassinia moorea* n.sp. **A**, anterior cephalothorax; **B**, right larger cheliped; **C**, left smaller cheliped; **D**, left pereopod 2; **E**, left pereopod 3; **F**, right pereopod 4; **G**, left pereopod 5; **H**, telson and uropod. All figures from holotype.

especially grateful to her for the many hours of discussion on the classification of the Thalassinidea, her sharing of ideas, materials, draft illustrations and comments on characters and earlier drafts of this paper.

I appreciate the contribution of curators at museums which lent material to me in Melbourne and to M. de Saint Laurent in Paris: Zoological Museum, Amsterdam; Zoological Museum, Leiden; Zoological Museum, Berlin; Australian Museum, Sydney; National Museum of Natural History, Washington; Museum of Comparative Zoology, Harvard; American Museum of Natural History, New York; Los Angeles County Museum, Los Angeles; Museu de Zoología, Universidade de São Paulo.

REFERENCES

Balss H. 1914. — Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens. Herausgegeben von Dr. F. Dolflein, Ostasiatische Decapoden II. Die Natantia und Reptantia. *Abhandlunger der Mathematisch-Physikalische Klasse der Königlich Academie der Wissenschaften* 2: 1-101.

— 1921. — Diagnosen neuer Decapoden aus den Sammlungen der Deutschen Tiefsee-Expedition und der Japanischen Ausbeute Dofleins und Haberers. *Zoologische Anzeiger* 52: 175-178.

— 1925. — Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition. 1. Palinura, Astacura und Thalassinidea. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer* "Valdivia" *1898-1899*, 20: 189-216.

— 1957. — Decapoda. *Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs* 7: 1505-1672.

Barnard K. H. 1950. — Descriptive catalogue of South African decapod Crustacea (crabs and shrimps). *Annals of the South African Museum* 38: 1-837.

Bate C. S. 1888. — Report on the Crustacea Macrura collected by H. M. S. *Challenger* during the years 1873-1876. *Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S.* Challenger *during the years 1873-1876, Zoology* 24: 1-192.

Biffar T. A. 1971. — The genus *Callianassa* (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) in South Florida, with keys to the Western Atlantic species. *Bulletin of Marine Science* 21: 637-715.

Blanco Rambla J. P. & Liñero Arana I. 1994. — New records and new species of ghost shrimps (Crustacea: Thalassinidea) from Venezuela. *Bulletin of Marine Science* 55: 16-29.

Boas J. E. V. 1880. — Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. *Dansk Videnskabernes Seksjeab, Copenhagen, Skrifter, Naturvideuskabelig og matematisek Afdeling* 1: 23-210.

Borradaile L. A. 1898. — On some crustaceans from the South Pacific. Part 3. Macrura. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1898: 1000-1015.

— 1903. — On the classification of the Thalassinidea. *Annals and Magazine of Natural History* (series 7) 12: 535-551.

— 1904. — Marine crustaceans. XIII. The Hippidea, Thalassinidea and Scyllaridea: 750-754, *in* Gardner S. (ed.), *The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes*. Volume 2. Cambridge University Press, Cambridge.

Bouvier E. L. 1905. — Sur les Thalassinidés recueillis par le *Blake* dans la mer des Antilles et le golfe du Mexique. *Comptes Rendus Hebdomadaires de Séances de l'Académie des Sciences*, Paris 141 : 802-806.

— 1925. — Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1878), in the Caribbean Sea (1878-1879), and along the Atlantic Coast of the United States (1880) by the U.S. Coast Survey Steamer *Blake*. XLVIII. Les Macroures marcheurs. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 47: 401-472, 11 pls.

Brasil Lima I. M. 1980. — Crustáceos epicarídeos do Brasil. 11. *Castrione longicaudata* g.n., sp.n. do littoral norte do Brasil. *Revista Brasiliera de Biologia* 40: 121-123.

Carvalho H. A. de & Rodrigues S. de A. 1973. — *Marcusiaxius lemoscastroi*, g.n., sp.n., nova ocorrência da família Axiidae (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) no Brasil. *Boletim do Zoologia e Biologia Marina*, n.s., Sao Paulo 30: 553-566.

Coelho P. A. 1973. — Descriçao preliminar de *Meticonaxius minutus*, sp. n., do Norte de Brasil (Crust.. Decapoda, Axiidae). *Ciência e Cultura*, Suplementa 25: 345.

— 1987. — Uma espécie nova de *Meticonaxius* do Brasil (Crustácea, Decapoda, Callianîdeidae). *Revista Brasiliera de Zoologia* 4: 63-69.

Coelho P. A. & Ramos-Porto M. 1987. — Sinopsis dos crustáceos decápodos Brasileiros (famílias Callianassidae, Callianideidae, Upogebiidae, Parapaguridae, Paguridae, Diogenidae). *Trabalhos Oceanografico da Universidade Federale de Pernambuco* 19: 27-53.

Coelho P. A. & Koening M. L. 1980. — Biogeografia e bionomia dos crustáceos do litoral equatorial brasileiro. *Trabalhos Oceanografico da Universidade Federale de Pernambuco* 15: 7-138.

Dana J. D. 1852a. — Conspectus crustaceorum quae in orbis terrarum circumnavigatione, Carol Wilkes e classe reipublicae foederatae duce, lexit e descripsit. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 6: 6-28.

— 1852b. — Crustacea. Part I. *United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N.*, 13: 1-685.

Dworschak P. C. 1992. — The Thalassinidea in the Museum of Natural History, Vienna; with some remarks on the biology of the species. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 3: 189-238.

Edmondson C. H. 1944. — Callianassidae of the Central Pacific. *Occasional Papers of the Bernice P. Bishop Museum* 18: 1-11.

Gill T. 1859. — Descriptions of a new species of *Callianidea*. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 1859: 167–168.

Gore R. H. 1987. — *Callianidea vandoverae* species nova (Decapoda, Thalassinidea, Callianideidae) from off the central eastern Florida coast, U.S.A. *Crustaceana* 53: 186-194.

Guérin-Méneville F. E. 1832. — Description d'un nouveau genre de crustacé macroure, formant le passage entre les Paguriens et les Thalassinites. *Annales de la Société Entomologique de France* 1: 295-300.

Gurney R. 1938. — Larvae of Decapod Crustacea. Part V. Nephropsidea and Thalassinidea. *Discovery Reports* 17: 293-344.

ICZN 1989. — Opinion 1522 *Callianidea* H. Milne Edwards, 1837 (Crustacea, Decapoda): conserved. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 46: 61-62.

Kensley B. 1981. — On the zoogeography of southern African decapod Crustacea, with distributional checklist of the species. *Smithsonian Contributions to Zoology* 338: 1-64.

Kensley B. & Heard R. W. 1991. — An examination of the shrimp family Callianideidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104: 493-537.

Kossmann R. 1880. — Reise in die Kustengebiete des Rothen Meeres, volume 2, part 1, section III, Malacostraca. *Zoologische Ergebnisse im Aufträge der koniglichen Academie der Wissenschaften zu Berlin* 1880: 67-140.

Lanchester W. F. 1901. — On the Crustacea collected during the *Skeat* Expedition to the Malay Peninsula, together with a note on the genus *Actaeopsis*. Part I. Brachyura, Stomatopoda, and Macrura. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1901: 534-574, pls 33, 34.

Le Loeuff P. & Intès A. 1974. — Les Thalassinidea (Crustacea, Decapoda) du Golfe de Guinée. Systématique – Écologie. *Cahiers de l'Office de Recherches Scientifiques et Techniques Outre-Mer, série Océanographique* 12 : 17-69.

Lemaitre R. & Ramos G. E. 1992. — A collection of Thalassinidea (Crustacea: Decapoda) from the Pacific coast of Colombia, with description of a new species and a checklist of eastern Pacific species. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 105: 343-358.

Lockington W. N. 1878. — Remarks upon the Thalassinidea and Astacidea of the Pacific coast of North America, with description of a new species. *Annals and Magazine of Natural History* 2: 299-304.

Man J. G. de 1902. — Die von herrn Professor Kükenthal im Indischen Archipel gesammelten Dekapoden und Stomatopoden. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesselschaft* 25: 465-929.

— 1905. — Diagnoses of new species of macrurous decapod Crustacea from the "*Siboga*-Expedition". *Tijdschrift der Nederlansche Dierkundige Vereeniging* 9: 587-614.

— 1925. — The Decapoda of the *Siboga*-Expedition. Part VI. The Axiidae collected by the *Siboga*-Expedition. *Siboga Expéditie* 39: 1-127.

— 1928. — The Decapoda of the *Siboga*-Expedition. Part 7. The Thalassinidae and Callianassidae collected by the *Siboga*-Expedition with some remarks on the Laomediidae. *Siboga Expéditie* 39: 1-187.

Manning R. B. 1987. — Notes on western Atlantic Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 100: 386-401.

Manning R. B. & Felder D. L. 1991. — Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104: 764-792.

Markham J. C. 1995. — Two new species of Isopoda Bopyridae (Crustacea) infesting thalassinideans in the western Pacific. *Raffles Bulletin of Zoology* 43: 83-89.

Melin G. 1939. — Paguriden und Galatheiden von Prof. Dr. Sixten Bocks Expedition nach den Bonin-Inseln 1914. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 18: 1-119.

Milne Edwards H. 1837. — *Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*. Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 531 p.

Miyake S. 1956. — Invertebrate fauna of the intertidal zone of the Tokara Islands. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 5: 304-337.

Nobili G. 1906. — Faune carcinologique de la Mer Rouge. Décapodes et stomatopodes. *Annales des Sciences Naturelles* 4: 1-347, pls 1-11.

Pesta O. 1913. — Botanische und zoologische Ergebnisse einer wissenschaflichen Forschungsreise nach den Samoainseln von März bis Dezember 1905. Crustacea. II Teil. Decapoda (mit Ausschluß der Brachyura) und Stomatopoda. *Denkshriften der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien* 89: 673-682.

Poore G. C. B. 1994. — A phylogeny of the families of Thalassinidea (Crustacea: Decapoda) with keys to the families and genera. *Memoirs of the Museum of Victoria* 54: 79-120.

Poore G. C. B. & Griffin D. J. G. 1979. — The Thalassinidea (Crustacea: Decapoda) of Australia. *Records of the Australian Museum* 32: 217-321.

Poupin J. 1994. — *Quelques crustacés décapodes communs de Polynésie Française. Rapport Scientifique du Service Mixte de Surveillance Radiologique et Biologique de l'homme et de l'environnement*, Montlhéry, France, 86 p., 8 pls.

Rathbun M. J. 1901. — The Brachyura and Macrura of Porto Rico. *Bulletin of the United States Fisheries Commission* 2: 1-137.

Rodrigues S. de A. 1983. — Aspectos da biologia de Thalassinidea do Atlantico tropical Americano. Ph. D. thesis, Universidade Sao Paulo. 174 p.

Rodrigues S. de A. & Carvalho H. A. de 1972. — *Marcusiaxius lemoscastroi*, g.n., sp.n., premeira occurrência da família Axiidae (Crustacea, Decápoda, Thalassinidea) no Brasil. *Ciência e Cultura*. Suplementa 24: 357.

Saint Laurent M. de 1973. — Sur la systématique et la phylogénie des Thalassinidea: définition des familles des Callianassidae et des Upogebiidae et diagnose de cinq genres nouveaux. *Comptes Rendus Hebdomadaires de Séance de l'Académie des Sciences*, Paris 277 : 513-516.

— 1979. — Sur la classification et la phylogénie des Thalassinides: définitions de la superfamille des Axioidea, de la sous-famille des Thomassiniinae et de deux genres nouveaux (Crustacea Decapoda). *Comptes Rendus Hebdomadaires de Séance de l'Académie des Sciences*, Paris 288 : 1395-1397.

Saint Laurent M. de & Le Loeuff P. 1979. — Campagnes de la *Calypso* au large des côtes

Atlantiques Africaines (1956 et 1959) (suite) 22. Crustacés Décapodes Thalassinidea. I. Upogebiidae et Callianassidae. *Résultats Scientifiques des Campagnes de la Calypso* 11 : 29-101.

Sakai K. 1984. — Some thalassinideans (Decapoda: Crustacea) from Heron Is., Queensland, eastern Australia, and a new species of *Gourretia* from East Africa. *The Beagle, Occasional Papers of the Northern Territory Museum of Arts and Sciences* 1: 95-108.

— 1987. — Two new Thalassinidea (Crustacea: Decapoda) from Japan, with the biogeogtaphical distribution of the Japanese Thalassinidea. *Bulletin of Marine Science* 41: 296-308.

— 1992. — The families Callianideidae and Thalassinidae, with the description of two new subfamilies, one new genus and two new species. *Naturalists* 4: 1-33.

Sakai K. & Holthuis L. B. 1987. — *Callianidea* H. Milne Edwards, 1837 (Crustacea, Decapoda): proposed conservation. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 44: 92-94.

Sakai K. & Saint Laurent M. de 1989. — A check list of Axiidae (Decapoda, Crustacea, Thalassinidea, Anomula), with remarks and, in addition, descriptions of one new subfamily, eleven new genera and two new species. *Naturalists* 3: 1-104.

Schmitt W. L. 1924. — Bijdragen tot de kennis der fauna van Curaçao. Resultaten eener reis van Dr. C. J. van der Horst in 1920. The macruran, anomuran and stomatopod Crustacea. *Bijdragen tot de Dierkunde* 23: 61-81.

— 1935. — Crustacea Macrura and Anomura of Porto Rico and the Virgin Islands. *Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands,* New York Academy of Sciences 15: 125-227.

— 1936. — Zoologische Ergebnisse einer Reise nach Bonaire, Curaçao und Aruba. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 67: 363-378.

— 1939. — Decapod and other Crustacea collected on the Presidential Cruise of 1938 (with introduction and station data). *Smithsonian Miscellaneous Contributions* 98: 1-29.

Stebbing T. R. R. 1920. — South African Crustacea (Part X of S. A. Crustacea, for the Marine Investigations in South Africa). *Annals of the South African Museum* 17: 231-272.

Submitted for publication on 25 May 1996;
accepted on 17 December 1996

Présence du genre *Xylopagurus* A. Milne-Edwards, 1880 (Crustacea, Decapoda, Paguridae) dans l'Indo-Ouest Pacifique, avec la description de deux espèces nouvelles

Jacques FOREST
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

MOTS CLÉS
pagures,
Paguridae,
Xylopagurus,
taxonomie,
espèces nouvelles,
bathyal,
dimorphisme sexuel,
Philippines,
Nouvelle-Calédonie.

RÉSUMÉ
Deux espèces nouvelles du genre de pagure xylicole *Xylopagurus* (Paguridae), *X. philippinensis* et *X. caledonicus* n.spp., sont décrites, l'une des Philippines, l'autre de Nouvelle-Calédonie, l'une et l'autre recueillies dans la zone bathyale. Le genre n'était pas connu jusqu'à présent de l'Indo-Ouest Pacifique ; il comptait cinq espèces : une dans le Pacifique oriental et quatre dans l'Atlantique occidental. Les deux espèces sont apparentées, avec certains caractères communs qui les opposent aux espèces américaines. Elles présentent un dimorphisme sexuel, qui ne semble pas exister chez les autres espèces, dans le développement du dactyle des cinquièmes péréiopodes, beaucoup plus long chez le mâle que chez la femelle. *Xylopagurus philippinensis* et *X. caledonicus* sont comparés entre eux, et comparés aux *Xylopagurus* américains.

KEY WORDS
hermit crabs,
Paguridae,
Xylopagurus,
taxonomy,
new species,
bathyal,
sexual dimorphism,
Philippines,
New Caledonia.

ABSTRACT
Two new species of the xylicolous hermit crab genus *Xylopagurus* (Paguridae), *X. philippinensis* and *X. caledonicus* n.spp., are described, one from the Philippines, the other from New Caledonia ; both collected in the bathyal level. It is the first record of this genus in the Indo-West Pacific area. Until now, five species were known: one from the eastern Pacific, four from the western Atlantic. The new species are closely related, and share some common characters that distinguish them from the American species. Both show a sexual dimorphism, not present in the other species of the genus, in the development of the dactylus of the fifth pereopod, much longer in males than in females. *Xylopagurus philippinensis* and *X. caledonicus* are compared with other members of the genus.

INTRODUCTION

Parmi le matériel recueilli par le navire U. S. *Albatross* aux îles Philippines de 1907 à 1910 et étudié par l'auteur figuraient un certain nombre de Paguridae qui ont été identifiés comme appartenant à une espèce nouvelle du genre *Xylopagurus* A. Milne-Edwards, 1880. D'autres exemplaires de la même espèce étaient capturés dans la même région pendant les campagnes Musorstom I (1976) et Musorstom II (1980). En 1986, une seconde espèce indo-ouest pacifique nouvelle attribuée au même genre était reconnue, provenant celle-là de Nouvelle-Calédonie. À l'époque, deux *Xylopagurus* avaient été décrits, l'espèce-type *X. rectus* A. Milne-Edwards, 1880, de la mer des Antilles (*cf.* A. Milne -Edwards 1883 ; A. Milne Edwards & Bouvier 1893), et *X. cancellarius* Walton, 1950, de la côte pacifique de Colombie.

En 1993, Lemaitre et Campos décrivaient une troisième espèce de *Xylopagurus*, *X. tayrona*, du sud de la mer des Antilles (Venezuela et Colombie). Puis, en 1995, Lemaitre publiait une révision du genre, détaillée, bien illustrée et comportant la description de deux espèces nouvelles supplémentaires, *X. anthonii* et *X. tenuis*, la première de l'ouest de la mer des Antilles, la seconde des Petites et Grandes Antilles.

Ainsi, au seuil de la présente étude, le genre *Xylopagurus* apparaissait comme exclusivement américain, avec quatre espèces ouest-atlantiques et une espèce est-pacifique.

Au cours de l'examen des deux espèces nouvelles des Philippines et de Nouvelle-Calédonie et des comparaisons avec les *Xylopagurus* précédemment décrits, il est apparu qu'un trait morphologique important séparait l'ensemble des espèces en deux groupes : une paire de sutures longitudinales membraneuses (linea d) est ou non présente sur l'écusson céphalothoracique. Ces sutures existent chez les deux espèces indo-ouest pacifiques et chez l'une des espèces américaines, *X. anthonii* Lemaitre. Une telle différence, portant sur la structure même de l'écusson, pourrait avoir une signification générique. Mais on ne relève apparemment pas chez *X. anthonii* d'autres caractères dénotant des affinités particulières avec les deux autres espèces dotées d'une linea d (*cf.* Lemaitre 1995 : 23). Ces dernières présentent en commun certains traits morphologiques qui les opposent aux *Xylopagurus* américains, *X. anthonii* inclus. Dans ces conditions, les deux espèces décrites ici le sont dans le genre *Xylopagurus*, l'une sous le nom de *X. philippinensis* n.sp., l'autre sous celui de *X. caledonicus* n.sp. Une meilleure connaissance de la signification morphologique de la linea d conduira peut-être à l'établissement d'un nouveau genre pour les espèces qui en sont dotées.

Les tailles mentionnées se rapportent toujours à la longueur de l'écusson céphalothoracique, mesurée de la pointe du rostre au bord postérieur. Les numéros de catalogue comportant les lettres Pg concernent les spécimens conservés au Muséum national d'Histoire naturelle, alors que ceux précédés de NMNH sont ceux des exemplaires déposés au National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, Dc.

Xylopagurus philippinensis n.sp.
(Figs 1-3, 4A)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Philippines.** *Albatross*, 1907-1910. — Stn 5112, 17.I.1908, 13°48'22"N - 120°47'25"E, 322 m : 1 ♂ 5,3 mm (NMHN 276053). — Stn 5198, 09.IV.1908, 9°40'50"N - 123°39'45"E, 400 m : 1 ♂ env. 7 mm (carapace brisée) (Pg 5329). — Stn 5265, 06.VI.1908, 13°41'15"N - 120°00'50"E, 248 m : 1 ♂ 7,7 mm (NMHN 276054). — Stn 5419, 25.III.1909, 9°58'30" N - 123°46'E, 318 m : 1 ♂ 7,1 mm (NMHN 276055). — Stn 5504, 05.VIII.1909, 8°35'30"N - 124°36'E, 364 m : 1 ♂ 6,0 mm (grand chélipède à gauche) (NMHN 276058). — Stn 5506, 05.VIII.1909, 8°40'N - 124°31'45"E, 476 m : 1 ♀ ovig. 9,0 mm (NMHN 276056). — Stn 5516, 09.VIII.1909, 8°46'N - 123°32'30"E, 318 m : 1 ♀ ovig. 9,3 mm (Pg 5330). — Stn 5522, 10.VIII.1909, 8°49'N - 123°36'30"E, 418 m : 1 ♀ ovig. 7,0 mm (NMHN 276057).

Th. Mortensen's Pacific expedition, 1914-1915. — 25 km sud-est de Zamboanga, 03.III.1914, 360-650 m : 1 ♀ ovig. 8,8 mm (Zoologisk Museum, Copenhague).

Musorstom I. — Stn 40, 24.III.1976, 13°58,3'N - 120°29,4'E, 287-265 m: 1 ♀ 4,5 mm (Pg 5331).

Musorstom II. — Stn 26, 23.XI.1980, 13°48,4'N - 120°49,6'E, 299-320 m : 2 ♂♂ 9,0 (Pg 5332) et 10,4 mm (Pg 5248).

TYPES. — Le mâle de 10,4 mm (Musorstom II,

stn 26) est l'holotype. Les autres spécimens sont des paratypes, à l'exception de deux mâles recueillis par l'*Albatross*, l'un (stn 5198) en mauvais état, l'autre (stn 5504) à asymétrie inversée.

TAILLE. — Les dix-sept spécimens examinés se répartissent en douze mâles de 5,3 à 12,4 mm et cinq femelles, dont une non ovigère, de 4,5 mm et 4 ovigères, de 7,0 à 9,3 mm. Celles-ci portent plusieurs dizaines d'œufs subsphériques de 1,0 à 1,3 mm de diamètre.

DISTRIBUTION. — Îles Philippines : sud-ouest de Luçon, mer de Mindanao, et au large de Zemboanga. De 248 à 360 m de profondeur.

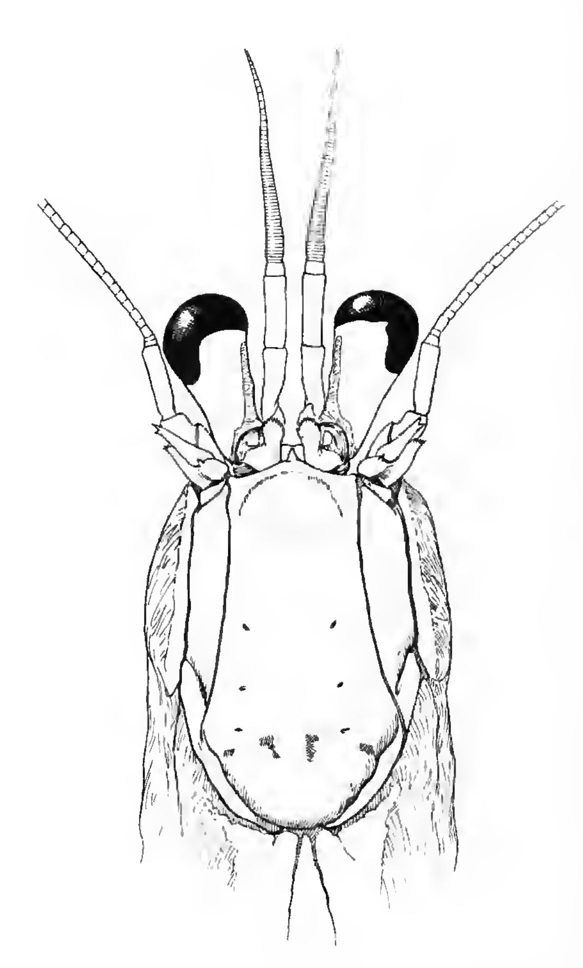


Fig. 1. — *Xylopagurus philippinensis* n.sp., Musorstom II, stn 26, ♂ 10,4 mm (holotype) : écusson céphalothoracique et appendices céphaliques antérieurs. Soies non figurées.

HABITAT. — Dans des fragments de tiges végétales creuses (bambou). La cavité axiale cylindrique épouse toujours étroitement le corps de l'animal.

DESCRIPTION

Écusson céphalothoracique (Fig. 1) plus long que large, le rapport des dimensions voisin de 1,6 ; sa surface convexe, semi-cylindrique, presque lisse, avec des petites ponctuations où s'insèrent des soies microscopiques. Une paire de lignes décalcifiées longitudinales (linea d), s'étendant, en divergeant légèrement, des saillies postantennaires jusqu'au sillon cervical. Bord frontal s'avançant en un angle très obtus, avec un sommet rectangulaire ou rétréci en une petite pointe triangulaire aiguë, mais dépassant toujours largement les saillies postantennaires ; dorsalement, une faible carène rostrale arrondie.

Pédoncules oculaires d'une longueur inférieure à la moitié de celle de l'écusson (rapport voisin de 0,45) ; cornées fortement renflées, d'un diamètre presque double de celui des pédoncules au niveau de leur quart proximal. Écailles oculaires largement séparées à la base ; leur partie distale formant une plaque ovale bordée de dix à douze denticules.

Pédoncules antennulaires dépassant quelque peu le bord antérieur des cornées ; l'article distal environ 3,5 fois plus long que large ; flagelle dorsal plus de trois fois plus long que l'article disral ; flagelle ventral de douze à treize articles.

Pédoncules antennaires atteignant approximativement le milieu des cornées. Premier article inerme. Second article présentant une forte saillie antéro-latérale à extrémité obliquement tronquée, armée d'une dizaine de fins denticules ; cette saillie atteint approximativement le milieu du quatrième article. Les trois derniers articles inermes. Écaille antennaire étroitement triangulaire, à section arrondie, à extrémité bidentée atteignant juste la base du dernier article pédonculaire ; sur sa face dorsale des denticules peu distincts. Flagelle une fois et demie plus long que l'écusson, atteignant l'extrémité du chélipède gauche.

Chez le mâle, chélipède droit (Fig. 2A) très grand ; sa longueur mesurée de la base de la coxa à l'extrémité des doigts est quatre fois supérieure à celle de l'écusson. Mérus à section subtriangulaire, très allongé, s'élargissant faiblement et régu-

lièrement de la base jusqu'au bord distal, où sa largeur est comprise deux fois et demie au moins dans sa longueur. Carpe d'un quart plus court que le mérus, en forme de cylindre légèrement aplati dorso-ventralement ; sa largeur, vers son milieu, est égale aux deux cinquièmes environ de sa longueur. Main d'un tiers plus longue que le carpe, à bords latéraux presque rectilignes, très légèrement divergents à partir de la base. Doigt fixe relativement étroit, sa longueur égale au tiers environ de celle de la main. Paume d'une largeur maximale égale aux trois cinquièmes environ de sa longueur. Face dorsale faiblement convexe sur sa moitié proximale, puis nettement concave par suite du relèvement des bords mésial et latéral. Une saillie disto-mésiale anguleuse, dépassant la base du dactyle, porte des tubercules coniques à sommet plus ou moins émoussé, tendant à présenter un arrangement longitudinal ; les mêmes tubercules sont présents sur le bord latéral du doigt fixe et, relativement peu denses, sur toute la moitié distale de la paume. Dactyle environ deux fois plus long que large (en avant de sa base). Dorsalement, sur sa moitié proximale, une ligne de tubercules. Sur les bords préhensiles des doigts un petit nombre de grosses dents arrondies. Faces ventrale et mésiale de la main convexes, lisses, sauf au niveau de la saillie disto-mésiale où on observe les mêmes tubercules que sur la face dorsale. En dehors de franges de soies fines assez courtes, peu denses, sur le bord dorso-distal du mérus et du carpe, la pilosité de ces articles est très faible. Sur la face dorsale de la paume sont insérées des soies isolées ou en maigres faisceaux offrant un alignement longitudinal ; les soies sont plus longues et plus nombreuses sur les doigts.

Cet appendice présente un notable dimorphisme sexuel. En effet, chez la femelle (Fig. 2C), il est plus court, sa longueur n'étant qu'un peu plus de trois fois supérieure à celle de l'écusson. Ses articles présentent la même ornementation de tubercules et de soies que chez le mâle, mais sont relativement plus trapus. Ainsi, la largeur du carpe dans sa partie médiane n'est égale qu'à la moitié de sa longueur et la main a une forme légèrement différente : ses bords latéraux divergent un peu plus à partir de la région proximale et la largeur maximale de la paume représente les trois quarts environ de sa longueur. Le doigt fixe est relativement plus allongé, occupant moins du tiers de la longueur totale de la main.

Chélipède gauche (Fig. 2B) petit, atteignant au plus le bord distal du carpe du chélipède droit, et très grêle. Mérus, carpe et main subégaux et de largeur uniforme, les deux premiers articles légèrement comprimés latéralement, la main déprimée dorso-ventralement. Région digitale beaucoup plus courte que la région palmaire, le rapport des longueurs des deux régions étant voisin de deux. Largeur de la main comprise environ cinq fois dans sa longueur totale. Bords préhensiles des doigts armés sur toute leur longueur d'une ligne de denticules cornés microscopiques.

Deuxièmes (Fig. 2D) et troisièmes péréiopodes longs et grêles, atteignant à peu près l'extrémité du chélipède droit. Les longueurs relatives et les proportions des articles sont sensiblement les mêmes sur les appendices droits et gauches. Sur la deuxième paire, le mérus est d'un à deux dixièmes plus long que le propode, celui-ci étant sensiblement de même longueur que le dactyle. Mérus et propode ont des bords dorsaux et ventraux rectilignes et parallèles ; chez le mâle, le rapport longueur/largeur est voisin de sept pour le premier de ces articles, de six pour le second, les valeurs observées chez la femelle étant légèrement inférieures. Les troisièmes péréiopodes ne diffèrent des deuxièmes que par le mérus légèrement plus court et par l'allongement du dactyle, qui est nettement plus long que le propode. Sur ces deux paires d'appendices, on observe, de l'ischion au propode, des soies assez longues, isolées ou en touffes, sur les bords dorsaux et ventraux, et sur les faces mésiales et latérales. Ces articles sont inermes, à l'exception de six à huit spinules alignées sur la moitié distale du bord ventral du propode. Le dactyle, modérément arqué, porte des touffes de soies à la base de l'ongle et sur le bord dorsal ; ventralement, il est armé de sept à dix épines cornées.

Quatrièmes péréiopodes (Fig. 2E) à extrémité subchéliforme. Mérus environ deux fois plus long que large. Propode une fois et demie plus large que long ; sur sa partie disto-ventrale saillante une râpe en triangle curviligne, composée de minuscules soies squamiformes. Dactyle fort, subtriangulaire, dépassant le bord distal du

propode de près de la moitié de sa longueur ; son bord latéro-ventral marqué par une ligne de forts denticules cornés. Des lignes ou faisceaux de soies assez longues sur les régions dorsales et ventrales de tous les articles.

Cinquièmes péréiopodes sexuellement dimorphiques. Chez la femelle, propode ovale, environ une fois et demie plus long que large, avec une saillie modérée (doigt fixe) au-dessus de l'articulation du dactyle ; une grande partie de l'article est recouverte d'une râpe formée de denticules coniques inclinés vers l'avant. Dactyle un peu

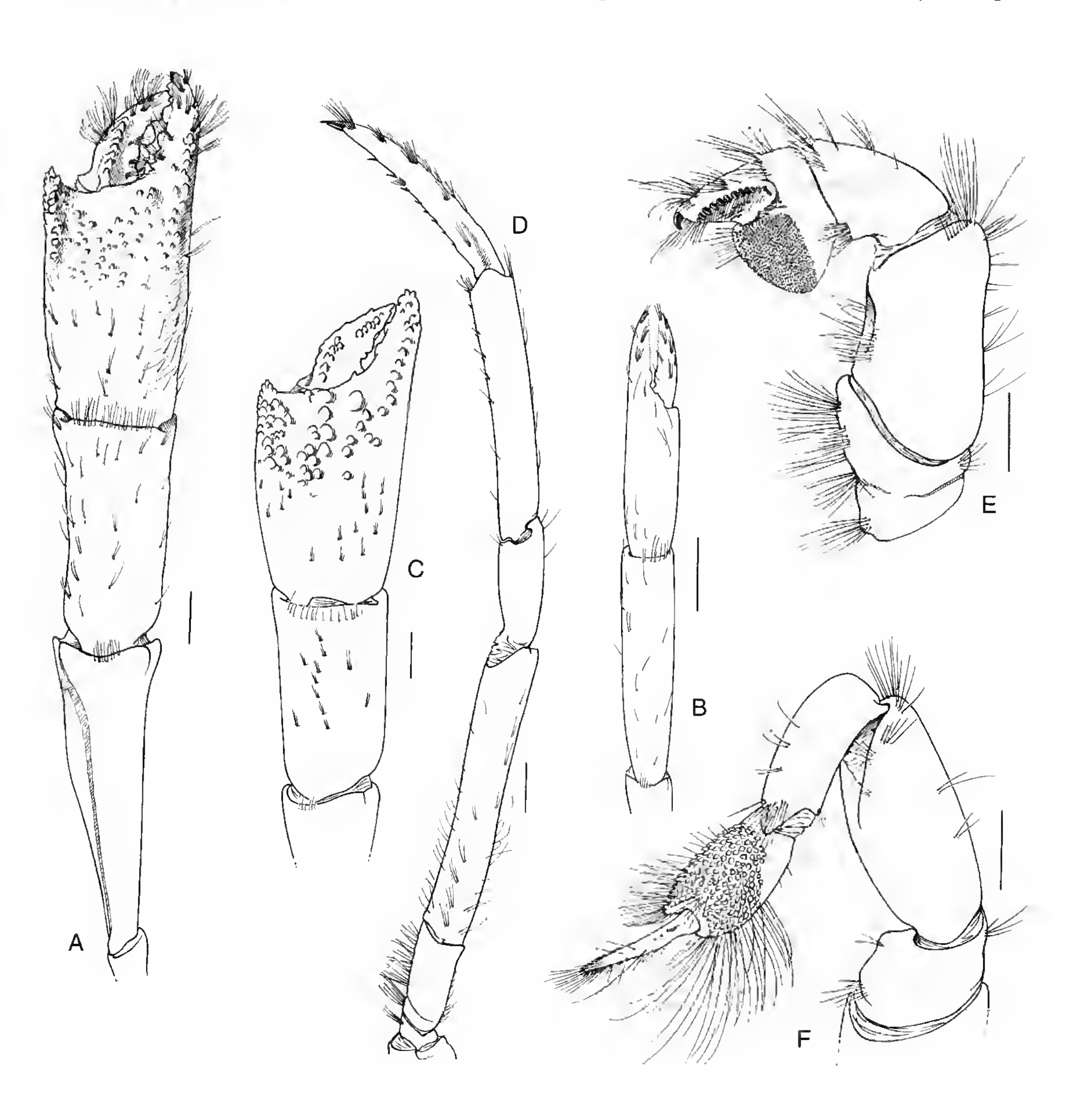


Fig. 2. — *Xylopagurus philippinensis* n.sp. A, D-F, Musorstom II, stn 26, ♂ 10,4 mm (holotype) ; B, ♂ 9,0 mm (paratype) ; C, *Albatross*, stn 5516, ♀ ovig. 9,3 mm (paratype). **A**, **C**, chélipède droit ; **B**, chélipède gauche ; **D**, deuxième péréiopode gauche ; **E**, quatrième péréiopode gauche ; **F**, cinquième péréiopode gauche. Échelles : 2 mm (A-D) et 1 mm (E, F).

plus long que le doigt fixe, avec sur toute sa longueur une ligne de denticules analogues à ceux de la râpe. Chez le mâle (Fig. 2F), propode près de deux fois plus long que large, avec une courte saillie au-dessus de l'articulation du dactyle ; celui-ci presque aussi long que le propode, grêle, sa largeur en avant de la base égale au sixième environ de sa longueur ; une courte ligne de denticules vers son tiers proximal, sa région distale bordée de fines spinules.

Premiers gonopodes du mâle uniarticulés, fortement déprimés dorso-ventralement, incurvés du côté mésial et avec de longues soies distales. Deuxièmes gonopodes composés de trois articles de taille nettement décroissante ; le proximal, à orientation mésiale, forme un coude avec les deux suivants qui sont dirigés antéro-latéralement ; l'article distal porte de longues soies (Fig. 3A).

Face operculaire du tergite du sixième segment abdominal (Fig. 4A) à contour subrectangulaire, le rapport de sa largeur à sa longueur compris entre deux tiers et trois cinquièmes. Nettement en arrière de son milieu, une dépression transverse large et profonde, marquée latéralement par une incision en V, la sépare en deux régions. Longitudinalement, la région antérieure est creusée de trois dépressions, l'une médiane, les deux autres latérales, lesquelles, avec les bords latéraux, délimitent quatre renflements qui s'accentuent notablement vers l'arrière. On observe sur ces renflements, plus ou moins alignées, les larges fossettes d'insertion de faisceaux de longues soies. Ces fossettes, peu nombreuses (quatre ou cinq sur les deux renflements médians) s'ouvrent au milieu de protubérances, très faibles vers l'avant, plus accentuées en arrière ; les plus proches de la dépression transverse sont en forme de cônes bas. La région postérieure a de courts bords latéraux et un bord postérieur rectiligne ou faiblement convexe. Sa surface, largement déprimée en cuvette, présente une fissure médiane qui est étroite, sauf au voisinage de la dépression transverse où elle est généralement élargie en boutonnière. Sur la moitié antérieure de cette région sont implantées des soies en faisceaux, lesquelles, dans le prolongement des deux renflements médians de la région antérieure, s'insèrent aussi sur des protubérances coniques. Sur la moitié postérieure les soies sont plus courtes, isolées ou

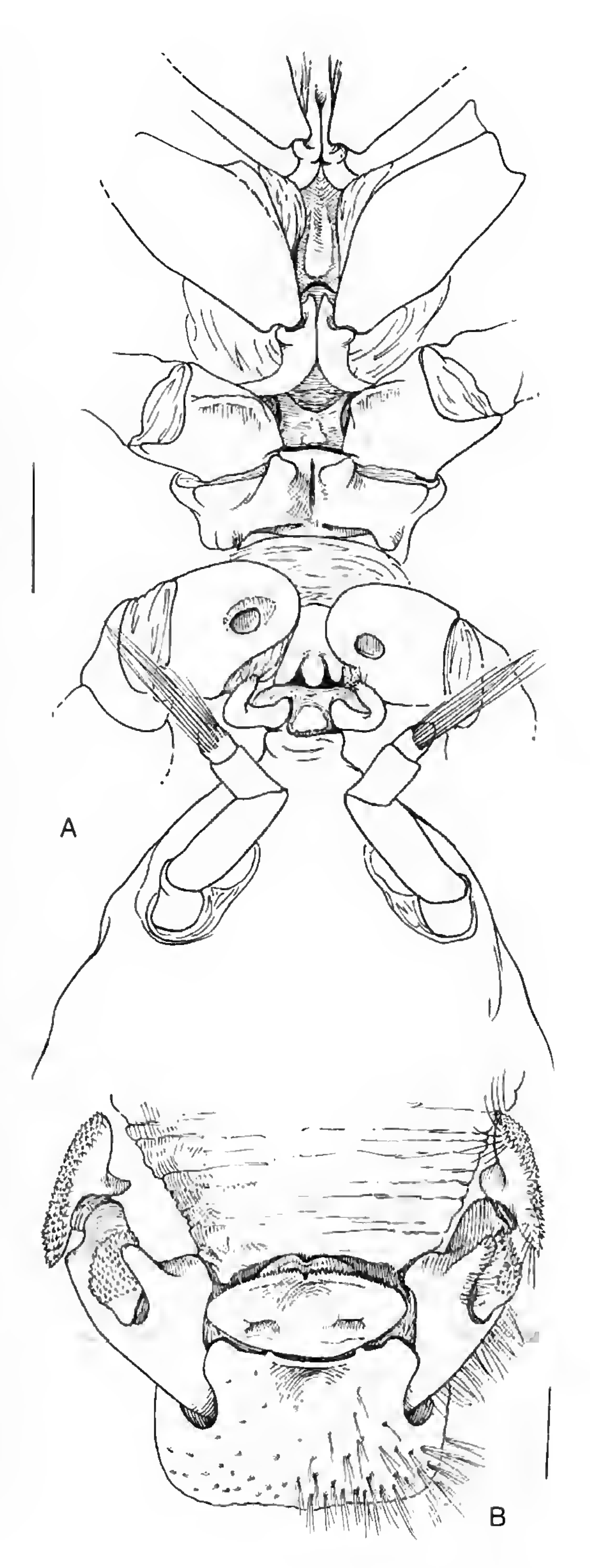


FIG. 3. — *Xylopagurus philippinensis* n.sp., Musorstom II, stn 26, ♂ 10,4 mm (holotype). **A**, vue ventrale du thorax, au niveau des trois dernières paires de péréiopodes, et de la région antérieure de l'abdomen ; **B**, vue ventrale de la région postérieure de l'abdomen montrant la partie infère du sixième tergite, le telson et les uropodes. Échelles : 2 mm.

par deux ou trois. Toute la face operculaire, sauf au niveau de la dépression transverse, est bordée d'un bourrelet, presque lisse sur la région antérieure, faiblement tuberculé sur la région postérieure, avec des soies fasciculées entre les tubercules.

La portion postéro-ventrale du tergite (Fig. 3B), sur laquelle s'insèrent les uropodes, est faiblement convexe, lisse, avec des touffes de soies, plus longues et plus nombreuses au voisinage du bord de la face operculaire.

Telson (Fig. 3B) transversalement ovale, un peu plus de deux fois plus large que long, avec deux larges dépressions symétriques en arrière de l'articulation. Le bord postérieur finement denticulé, divisé par une incision médiane.

COLORATION

Tous les spécimens examinés étaient décolorés, de teinte grisâtre ou jaunâtre.

Xylopagurus caledonicus n.sp.
(Figs 4B, 5, 6)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Nouvelle-Calédonie.** *Dar-Mad*, 17.III.1986, grande passe de Touho, 400-440 m : 1 ♂ 9,1 mm (Pg 5249), 2 ♀♀ ovig. 8,0 et 9,0 mm (Pg 5341).

N. O. *Alis*, campagne Bathus 1. — Stn CP 658, 12.III.1993, 21°13,54'S - 165°55,1'E, 515-580 m : 1 ♀ ovig. 7,5 mm (Pg 5334). — Stn DW 672, 14.III.1993, 20°48,2'S - 165°20,5'E, 347-366 m : 1 ♂ juv. 2,9 mm (Pg 5335). — Stn CP 695, 17.III.1993, 20°34,59' S - 164°57,88' E, 410-430 m : 1 ♂ 6,3 mm (Pg 5471). — Stn CP 698, 17.III.1993, 20°34,2'S - 164°57,3'E, 491-533 m : 2 ♂♂ 5,5 et 6,3 mm (Pg 5336) ; 1 ♂ 5,9 mm, 1 ♀ 6,4 mm (NMHN 276059). — Stn CP 702, 18.III.1993, 20°34,5'S - 165°34,7'E, 591-660 m : 1 ♂ 5,1 mm, 1 ♀ ovig. 9,4 mm (Pg 5337).

N. O. *Alis*, campagne Halipro 1. — Stn CP 868, 23.III.1994, 21°14,54'S - 165°55,85'E, 430-450 m : 2 ♂♂ 5,8 et 7,8 mm (Pg 5338).

N. O. *Alis*, campagne Bathus 4. — Stn CP 946, 10.VIII.1994, 20°33,81' S - 164°58,35' E, 386-430 m, 1 ♂ 3,3 mm (Pg 5472). — Stn CP 947, 10.VIII.1994, 20°33,72'S - 164°57,72'E, 470-490 m : 2 ♂♂ 3,9 et 6,4 mm (ce dernier, grand chélipède à gauche), 2 ♀♀ 4,9 et 6,0 mm (Pg 5339). — Stn CP 948, 10.VIII.1994, 20°33,13'S - 164°57,03'E, 533-610 m : 1 ♂ 4,6 mm, 1 ♀ 6,5 mm, 2 ♀♀ ovig. 9,5 et 9,9 mm (Pg 5340). — Stn CP 949, 10.VIII.1994, 20°32,01 S - 654°56,85' E, 616-690 m : 1 ♀ 6,3 mm (Pg 5473)

Archipel de Vanuatu. N.O. *Alis*, campagne Musorstom VIII, Stn CP 1054, 01.X.1994, 16°27,95' S - 167°57,44' E, 522-527 m : 1 ♀ 7,2 mm (Pg 5474). — Stn CP 1087, 06.X.1994, 15°10,18' S - 167°14,07' E, 394-421 m : 2 ♀ ovig.10,7 et 12,07 mm (Pg 5475). — Stn CP 1136, 11.X.1994, 15°40,62' S - 167°01,60' E, 398-400 m : 1 ♀ 3,9 mm (Pg 5476).

TYPES. — L'holotype (MNHN, Pg 5249) est un spécimen mâle de 9,1 mm (*Dar-Mad*, 17.III.1986). Les autres spécimens sont des paratypes, à l'exception du mâle (Bathus 4, stn CP 947) dont l'asymétrie est inversée.

TAILLE. — Les vingt-huit spécimens examinés comprennent treize mâles de 2,9 à 11,1 mm, et quinze femelles, dont sept non ovigères, de 4,9 à 6,4 mm, et huit ovigères, de 7,7 à 9,9 mm. Celles-ci portent jusqu'à deux cents œufs subsphériques de 1,0 à 1,5 mm de diamètre, les plus avancés, embryonnés, pouvant mesurer jusqu'à 1,8 mm.

DISTRIBUTION. — Au large de la côte nord-est de Nouvelle-Calédonie et archipel de Vanuatu. De 347-366 m à 591-660 m de profondeur.

HABITAT. — Dans des fragments de tiges végétales creuses (bambou, etc.).

DESCRIPTION

Écusson céphalothoracique (Fig. 5) plus long que large, le rapport des dimensions légèrement supérieur à 1,6 ; sa surface modérément convexe, presque lisse, avec des petites ponctuations où s'insèrent des soies microscopiques. Une paire de lignes décalcifiées longitudinales (linea d), s'étendant, en divergeant légèrement, des saillies postantennaires jusqu'au sillon cervical. Avancée rostrale quelque peu variable : elle forme généralement un angle à côtés régulièrement concaves, mais son sommet peut être droit ou aigu ; ce sommet dépasse de beaucoup les saillies postantennaires ; dorsalement, une faible carène rostrale arrondie.

Pédoncules oculaires d'une longueur inférieure à la moitié de celle de l'écusson (rapport voisin de

0,45) ; cornées fortement renflées, d'un diamètre double de celui des pédoncules au niveau de leur quart proximal. Écailles oculaires largement séparées à la base ; leur partie distale formant une plaque ovale bordée de dix à douze denticules.
Pédoncules antennulaires dépassant de très peu le bord antérieur des cornées ; l'article distal trois fois plus long que large ; flagelle dorsal un peu moins de trois fois plus long que l'article distal ; flagelle ventral de douze à treize articles.
Pédoncules antennaires atteignant approximativement le milieu des cornées. Premier article inerme. Second article avec une saillie antérolatérale qui n'atteint pas tout à fait le milieu du quatrième article ; le bord, obliquement tronqué, de cette saillie est armé d'une dizaine de fins denticules. Les trois derniers articles inermes. Écaille antennaire étroitement triangulaire, à section arrondie, à extrémité bidentée atteignant le quart distal du quatrième article pédonculaire ; sa face dorsale lisse, avec quelques soies. Flagelle une fois et demie plus long que l'écusson, atteignant l'extrémité du chélipède gauche.

Chez le mâle, chélipède droit (Fig. 6A) très grand : sa longueur mesurée de la base de la coxa à l'extrémité des doigts est de trois fois et demie supérieure à celle de l'écusson. Mérus à section subtriangulaire, allongé, s'élargissant faiblement et régulièrement de la base jusqu'au bord distal, où sa largeur est comprise un peu moins de deux fois et demie dans sa longueur. Carpe d'un sixième plus court que le mérus, en forme de cylindre légèrement aplati dorso-ventralement ; sa largeur, vers son milieu, est égale à la moitié environ de sa longueur. Main d'un tiers plus longue que le carpe, à bords latéraux presque rectilignes, nettement divergents à partir de la base. Doigt fixe court et large, sa longueur ne représentant que le quart de celle de la main. Paume d'une largeur maximale égale aux deux tiers de sa longueur. Une forte saillie disto-mésiale dentiforme atteignant le tiers proximal du doigt fixe. À partir du tiers proximal de la paume, la face dorsale est excavée entre, d'un côté, une crête tuberculée qui s'étend jusqu'à l'extrémité de la saillie disto-mésiale, et de l'autre, une seconde crête qui se





FIG. 4. — Face operculaire du sixième tergite abdominal (partiellement épilée). **A**, *Xylopagurus philippinensis* n.sp., *Albatross*, stn 5198, ♂ 7 mm env. ; **B**, *X. caledonicus* n.sp., Bathus 1, stn 698, ♂ 6,3 mm (paratype). Photographies M.E.B., Centre Interuniversitaire de Microscopie Electronique, Paris.

prolonge latéralement sur le doigt fixe. Toute la zone excavée, à contour subtriangulaire, est recouverte de forts tubercules. Dactyle robuste, sa largeur en avant de la base comprise une fois et demie dans sa longueur. Dorsalement, sur sa moitié proximale, une ligne longitudinale de petits tubercules. Sur les bords préhensiles des doigts un petit nombre de grosses dents irrégulières. Faces ventrale et mésiale de la main convexes, lisses, sauf sous la saillie disto-mésiale dont le bord ventral porte une ligne de tubercules allongés, alors que d'autres tubercules plus petits et moins modifiés sont implantés un peu plus en arrière. La pilosité de ce chélipède est très faible : mérus et carpe ne portent, en dehors des franges sur les bords disto-dorsaux, que de rares soies courtes et isolées. Les soies sont un peu plus longues et nombreuses sur les bords de la main et sur la région digitale.

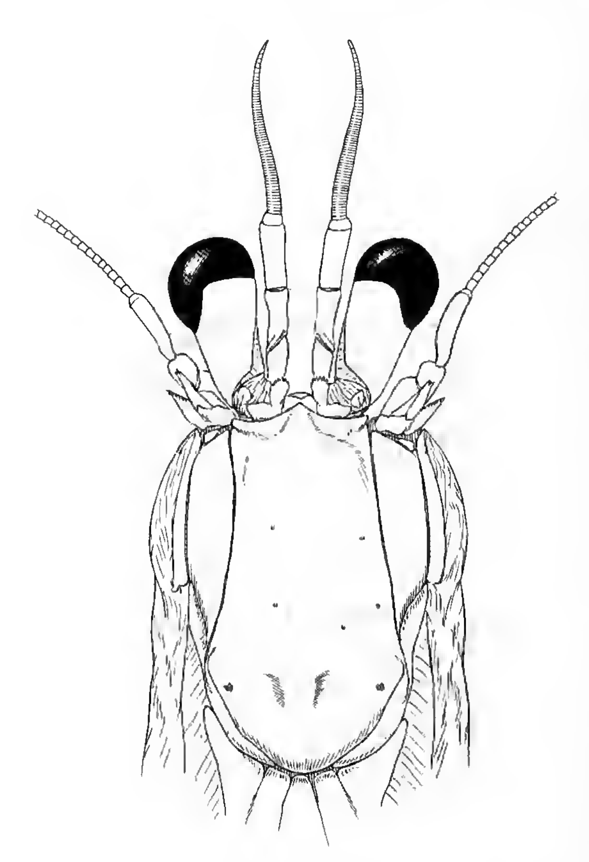


Fig. 5. — *Xylopagurus caledonicus* n.sp., *Dar-Mad*, grande passe de Touho, Nouvelle-Calédonie, ♂ 9,1 mm (holotype) : écusson céphalothoracique et appendices céphaliques antérieurs. Soies non figurées.

Le chélipède droit de la femelle (Fig. 6B) a des articles moins allongés que celui du mâle. Le carpe a une largeur comprise 1,8 fois dans sa longueur, mais la principale différence sexuelle réside dans la forme et les proportions de la main. Son bord latéral est légèrement arqué et la paume a une largeur maximale égale aux quatre cinquièmes de sa longueur, le rapport étant de deux tiers chez le mâle. Quant au doigt fixe, il est relativement plus long, occupant le tiers environ de la longueur de la main, contre le quart chez le mâle. Chélipède gauche (Fig. 6C) petit, atteignant au plus le bord distal du carpe du chélipède droit, et très grêle. Main un peu plus longue que le mérus, celui-ci un peu plus long que le carpe et de largeur uniforme ; mérus et carpe légèrement comprimés latéralement, la main déprimée dorso-ventralement. Région digitale beaucoup plus courte que la région palmaire, le rapport des longueurs des deux régions étant voisin de trois cinquièmes. Largeur de la main comprise environ cinq fois dans sa longueur totale. Bords préhensiles des doigts armés sur toute leur longueur d'une ligne de denticules cornés miscroscopiques. Deuxièmes et troisièmes péréiopodes (P2 gauche, Fig. 6D) longs et grêles, atteignant l'extrémité du chélipède droit. Sur les deux paires d'appendices, les articles ont des longueurs relatives sensiblement égales à celles de *X. philippinensis*, mais présentent des différences spécifiques significatives dans leurs proportions : mérus et propode sont moins allongés. Sur les deuxièmes péréiopodes le rapport longueur/largeur est voisin de 6 pour le mérus, de 5,5 pour le propode. Les troisièmes péréiopodes ont un mérus plus court et un dactyle plus long. En ce qui concerne la pilosité et la spinulation, il n'y a pas de différences notables avec *X. philippinensis*. Compte tenu des variations individuelles, il n'a pas été relevé de différences sexuelles significatives sur ces deux paires d'appendices.

Les quatrièmes péréiopodes (P4 gauche, Fig. 6E) ne semblent pas offrir de différences caractéristiques avec ceux de l'autre espèce dans la forme, les proportions et l'ornementation des différents

articles, à l'exception du mérus, un peu plus court.
Cinquièmes péréiopodes sexuellement dimorphiques. Chez la femelle (P5 gauche, Fig. 6F), propode ovale, environ une fois et demie plus long que large, avec une saillie modérée (doigt fixe) au-dessus de l'articulation du dactyle ; une grande partie de l'article est recouverte d'une râpe formée de denticules coniques inclinés vers l'avant. Dactyle dépassant l'extrémité du doigt fixe de la moitié aux deux tiers de sa longueur, avec une ligne longitudinale de denticules analogues à ceux de la râpe. Chez le mâle (P5 gauche, Fig. 6G), propode environ une fois et demie plus long que large, avec une très courte saillie au-dessus de l'articulation du dactyle ; celui-ci nettement plus long que le propode, grêle, sa largeur en avant de la base égale au huitième environ de sa longueur ; une courte ligne de denticules vers son tiers proximal, sa région distale bordée de fines spinules.
Les gonopodes du mâle ne semblent pas présenter de différences avec ceux de *X. philippinensis* dans la forme et les proportions de leurs articles.
Face operculaire du tergite du sixième segment abdominal (Fig. 4B), à contour subrectangulaire, le rapport de sa largeur à sa longueur compris entre deux tiers et trois cinquièmes. Nettement en arrière de son milieu, elle est divisée en deux par une dépression transverse large, relativement peu profonde, marquée latéralement par une incision en V. Longitudinalement, la région antérieure est creusée de trois faibles dépressions, l'une médiane, les deux autres latérales, qui, avec les bords latéraux, délimitent quatre renflements réguliers. Ceux-ci portent des faisceaux de soies très courtes, nombreuses, irrégulièrement implantées, insérées dans des petites fossettes, sur de faibles protubérances coniques. Les protubérances des deux renflements médians se prolongent sous la forme de crêtes imbriquées dans la dépression axiale, laquelle apparaît ainsi comme marquée de stries transverses irrégulières. La région postérieure a des bords latéraux rectilignes se raccordant par une courbe régulière au bord postérieur, également rectiligne. La fissure médiane, étroite et profonde, s'élargit vers ses extrémités. Cette région est creusée en une large cuvette dans sa partie postérieure. Elle est couverte des mêmes faisceaux de soies très courtes que sur la région antérieure. La surface des deux régions, surtout là où elle est déprimée, est revêtue d'une courte et fine pubescence. Un bourrelet s'étend autour de la face operculaire sauf au niveau et en avant de la dépression transverse. Il est tuberculé, très faiblement et parfois de façon indistincte sur la région antérieure, plus nettement sur la région postérieure.
La portion postéro-ventrale du tergite, sur laquelle s'insèrent les uropodes, est faiblement convexe, lisse. Des soies en faisceaux rapprochés sont disposées en une bande assez large le long du bord de la face operculaire du tergite. Sur le reste de la surface un petit nombre de faisceaux épars.
Telson transversalement ovale, environ deux fois et demie plus large que long, avec deux larges dépressions symétriques en arrière de l'articulation. Le bord postérieur finement denticulé, divisé par une incision médiane.

Coloration

D'après une photographie d'un individu vivant, la carapace est rouge, de même que les faces latérales et dorsale des péréiopodes, alors que les faces mésiales et ventrale de ces appendices sont rose clair. Une teinte générale rouge clair persiste un certain temps dans l'alcool, avec, sur l'écusson, trois bandes longitudinales blanches, l'une médiane, les deux autres latérales, le long des fissuresmembraneuses.

DISCUSSION

Xylopagurus philippinensis et *X. caledonicus* présentent, à côté de bon nombre de caractères communs, des différences spécifiques très nettes. Compte tenu de quelques variations dans la forme du bord rostral, avec un sommet plus ou moins aigu, l'aspect de l'écusson est le même chez les deux espèces. La ressemblance est grande également dans la forme et les proportions des pédoncules oculaires et dans leurs relations de longueur avec les pédoncules antennulaires et antennaires. Les écailles antennaires ont une extrémité bidentée chez l'une et chez l'autre, mais elles atteignent la base du dernier article pédonculaire chez *philippinensis*, alors qu'elles

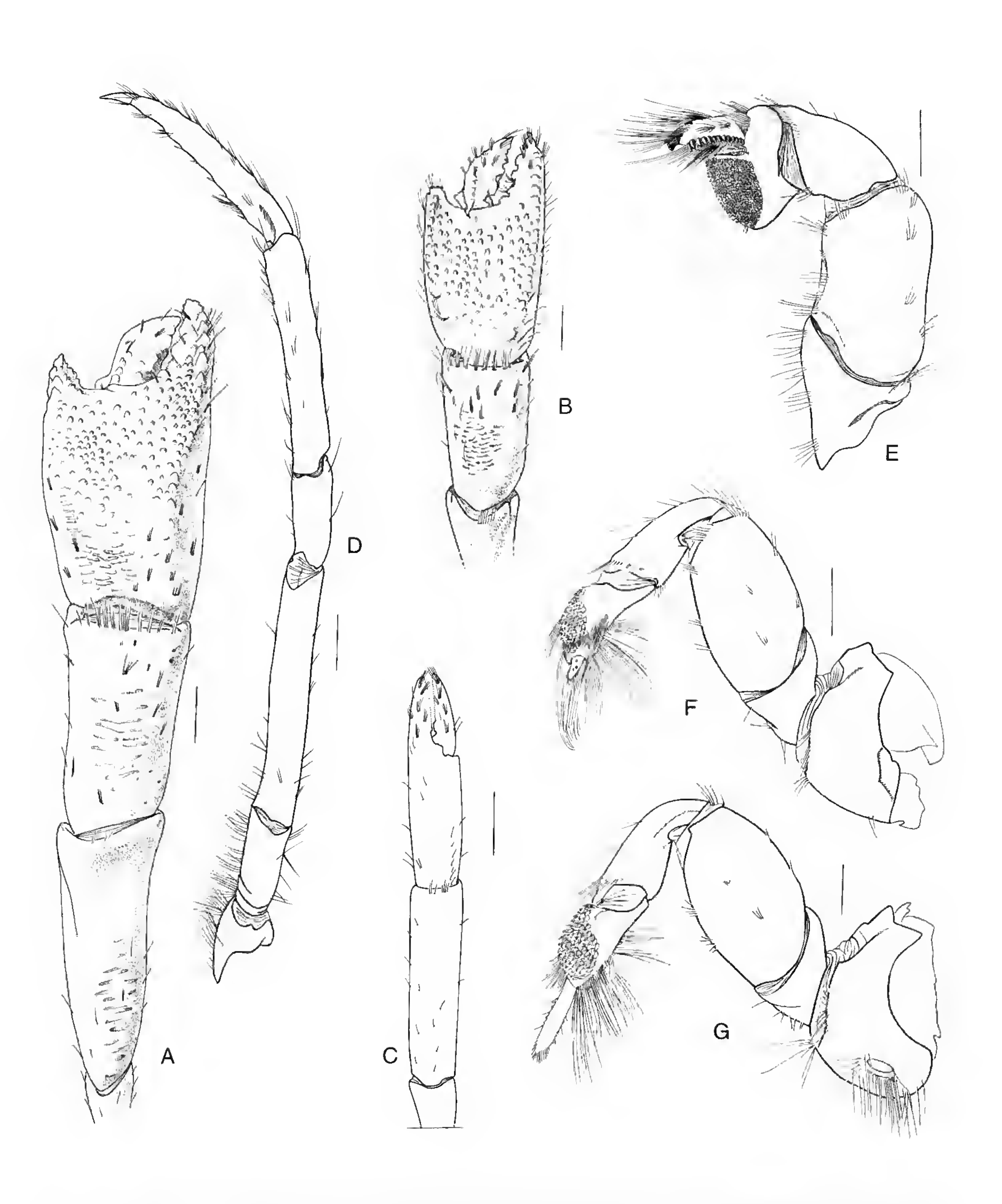


FIG. 6. — *Xylopagurus caledonicus* n.sp. A, C-E, *Dar-Mad*, grande passe de Touho, Nouvelle-Calédonie, ♂ 9,1 mm (holotype) ; B, F, ♀ 8,0 mm (paratype) ; G, Halipro 1, stn CP 868, ♂ 7,8 mm (paratype). **A**, **B**, chélipède droit ; **C**, chélipède gauche ; **D**, deuxième péréiopode gauche ; **E**, quatrième péréiopode gauche ; **F**, cinquième péréiopode gauche femelle ; **G**, *id.*, mâle. Échelles : 2 mm (A-D) et l mm (E-G).

sont toujours plus courtes chez *caledonicus*.
Les trois premières paires de péréiopodes sont nettement plus grêles chez *philippinensis*. Pour les chélipèdes, ceci se traduit d'abord par un plus grand allongement de tous les articles, avec néanmoins, chez les adultes, une nette différence liée au sexe. Chez les mâles, le doigt fixe, plus étroit, occupe le tiers de la longueur totale de la main, contre un quart seulement chez *caledonicus*. Quant à la paume, sa largeur maximale est égale aux deux cinquièmes de sa longueur chez *philippinensis*, aux deux tiers chez *caledonicus*. Chez les femelles, on observe des différences similaires dans l'allongement de la main, mais les doigts sont plus courts et la paume plus large (voir p. 426 pour *X. philippinensis* et p. 431 pour *X. caledonicus*). L'ornementation de la main est sensiblement identique dans les deux sexes. La saillie disto-mésiale de la paume, peu développée chez l'espèce des Philippines, est beaucoup plus longue, dentiforme, chez celle de Nouvelle-Calédonie. Chez cette dernière, la face dorsale, en arrière des doigts, est plus profondément et plus largement excavée, et les tubercules qui la recouvrent, plus denses et plus nombreux, s'étendent jusqu'au tiers proximal de la main, alors qu'ils n'en dépassent pas le milieu chez la première espèce.
Les deuxièmes et troisièmes péréiopodes, qui ont une spinulation et une sétation très voisines chez les deux espèces, diffèrent essentiellement par les proportions de leurs articles, plus longs chez *philippinensis*, avec un rapport longueur/largeur proche de 7 pour le mérus, de 6 pour le propode, contre respectivement 6 et 5,5 chez *caledonicus*.
Les quatrièmes péréiopodes, comme il a été signalé dans la description de *caledonicus*, ne diffèrent que par le mérus, qui, chez ce dernier, est nettement moins de deux fois plus long que large.
Les cinquièmes péréiopodes présentent un remarquable dimorphisme sexuel, avec des différences spécifiques dans chaque sexe. Chez *philippinensis*, le dactyle de la femelle est court, ne dépassant que de peu le doigt fixe ; celui du mâle est presque aussi long que le propode et son diamètre près de la base est compris six fois environ dans sa longueur. Chez *caledonicus*, la femelle a un dactyle dépassant le doigt fixe de la moitié au moins de sa longueur ; le dactyle du mâle est plus allongé, plus grêle encore que chez *philippinensis* : il est plus long que le propode, avec un diamètre à la base compris huit fois dans sa longueur.
Compte tenu de quelques variations individuelles, la forme et les proportions de la face operculaire du sixième tergite abdominal sont sensiblement les mêmes chez les deux espèces. Cependant, son ornementation les distingue très nettement. Chez *X. caledonicus*, la dépression transverse est plus étroite et moins profonde, les renflements longitudinaux de la région antérieure sont moins réguliers et surtout portent des faisceaux beaucoup plus nombreux de soies plus courtes, insérées dans des fossettes plus petites, sur des protubérances plus faibles. Les quatre forts cônes sétifères, qui, chez *X. philippinensis* sont situés en avant de la dépression transverse, manquent chez *X. caledonicus*. De même, chez ce dernier, les insertions de soies sur la région postérieure sont beaucoup plus petites et plus nombreuses, et la pubescence qui recouvre une partie du tergite n'a pas été observée chez l'autre espèce.
Dans chacune des deux espèces, le matériel examiné inclut un mâle présentant une même anomalie génétique : c'est le chélipède gauche qui est le plus grand, avec une morphologie conforme à celle du chélipède droit des autres mâles.

Xylopagurus philippinensis et *X. caledonicus* ne semblent pas offrir d'affinités particulières avec une ou plusieurs des espèces américaines. Certes, des rapprochements sont possibles, mais fondés sur des caractères pris isolément. La présence de linea d suggère un apparentement avec *X. anthonii*, lequel cependant ne montre aucune autre particularité qui confirmerait cet apparentement.
Avant de comparer les deux espèces nouvelles aux autres *Xylopagurus*, il convient d'insister sur la grande homogénéité du genre. En dehors de la présence chez les unes d'une linea d et de son absence chez les autres, toutes les espèces ont un habitus assez voisin, les différences qui les séparent portant avant tout sur les proportions de l'écusson céphalothoracique, sur les proportions et l'ornementation des articles des appendices thoraciques, et sur le relief et l'ornementation du sixième tergite abdominal. À l'inverse de ce qu'on observe dans d'autres genres de Paguridae, certains caractères, comme la forme du bord

frontal et des pédoncules oculaires ou les dimensions relatives des pédoncules oculaires, antennulaires et antennaires sont ici sans grande signification spécifique.

Curieusement, ce sont des particularités des antennes qui isolent d'abord *X. philippinensis* et *X. caledonicus.* Chez l'un et chez l'autre (Figs 1, 5), l'écaille antennaire s'amincit à partir de sa base, sa section est subcirculaire et son extrémité est bidentée. Quant au flagelle, il ne porte que des soies très courtes et, à l'œil nu, semble nu. Chez les autres espèces, l'écaille antennaire s'élargit et s'aplatit à partir de la base, et son bord distal, convexe ou obliquement tronqué, est armé de denticules nombreux, de 5 à 17 (voir Lemaitre & Campos 1993, fig. 3d ; Lemaitre 1995, figs 4e, 9d, 11d, 14e). Par ailleurs, le flagelle est garni de soies plus ou moins denses suivant les espèces, mais dont une partie ont une longueur au moins égale à celle de trois articles. Cependant, en ce qui concerne l'écaille antennaire, la structure élargie et la multidenticulation ne sont acquises qu'au cours de la croissance ; chez les individus les plus petits cette écaille est triangulaire, bi- ou tridentée au sommet. C'est le cas chez un spécimen de *X. rectus* de 3,9 mm (Lemaitre 1995, fig. 4f) qui, à cet égard, ne diffère guère des adultes des deux espèces indo-ouest pacifiques.

Les chélipèdes et les deux paires de péréiopodes suivantes présentent des différences spécifiques dans leur allongement, c'est-à-dire dans les rapports longueur/largeur de leurs articles. On relève ici une différence significative entre les deux groupes géographiques de *Xylopagurus* : ces appendices sont plus grêles chez les deux espèces indo-ouest pacifiques que chez les espèces américaines. Chez ces dernières, en ce qui concerne les chélipèdes, mérus et carpe sont fortement affectés par des différences dans leurs proportions. C'est chez *X. tayrona* que le mérus, aussi large que long, est le plus court, et chez *X. tenuis* qu'il est le plus allongé, avec une longueur égale au double de sa largeur, rapport inférieur cependant à celui observé (2,5) chez les deux nouvelles espèces. Celles-ci ont un carpe deux fois plus long que large, alors que sa largeur est égale ou légèrement inférieure à sa longueur chez les autres espèces, à l'exception de *X. tenuis,* où le rapport des dimensions est de 1,5. La main est aussi plus large chez les *Xylopagurus* américains, à l'exception encore de *X. tenuis,* chez lequel les proportions se rapprochent de celles observées chez *X. caledonicus.*

Il faut noter que ces comparaisons ont été en partie établies d'après les descriptions et illustrations du chélipède droit publiées par Lemaitre et Campos (1993) et Lemaitre (1995). Elles ne tiennent pas compte, d'une part des variations des proportions des articles, notamment de la main, en fonction de la taille (les articles sont plus grêles chez les petits individus), d'autre part du probable dimorphisme sexuel qui affecterait ces proportions. En effet, comme il a été signalé dans les descriptions ci-dessus, à taille égale ou voisine, les femelles des deux espèces nouvelles ont un chélipède droit relativement plus large que celui des mâles. Les auteurs précités n'ont pas mentionné ce dimorphisme chez les espèces américaines, mais on peut présumer qu'il existe, plus ou moins marqué, chez tous les *Xylopagurus.* En tout cas, l'examen d'un certain nombre de *X. rectus* des deux sexes et de taille voisine, provenant de la Guadeloupe, a montré que la région palmaire était nettement plus allongée chez les mâles que chez les femelles, avec un rapport largeur/longueur de trois quarts chez les premiers et de cinq sixièmes chez les secondes.

L'allongement des articles des deuxième et troisième péréiopodes varie d'une espèce à l'autre chez les espèces américaines. D'après les dessins publiés par Lemaitre & Campos (1993) et Lemaitre (1995), on constate que c'est chez *X. tayrona* que ces appendices sont les plus courts et les plus trapus, avec, pour les deuxièmes péréiopodes un rapport longueur/largeur du mérus et du propode respectivement égal à 3,2 et 3,5. À l'opposé, les appendices les plus grêles sont ceux de *X. tenuis,* dont le mérus et le propode des mêmes appendices sont l'un et l'autre 5,5 fois plus longs que larges. Cette valeur, rapproche l'espèce de *X. caledonicus,* mais est bien inférieure à celles relevées chez *X. philippinensis,* où le rapport d'allongement du mérus atteint sept, et celui du propode six.

Le quatrième péréiopode n'offre que peu de différences spécifiques dans les proportions et l'ornementation de ses articles et, à cet égard, les espèces

indo-ouest pacifiques ne se distinguent guère des autres. On notera tout au plus que le mérus est légèrement plus allongé chez *X. philippinensis*.

Il en est autrement du cinquième péréiopode, qui, nous l'avons dit, présente un important dimorphisme sexuel chez *X. philippinensis* et *X. caledonicus* : chez les deux espèces, le dactyle est très long, digitiforme, chez le mâle, beaucoup plus court chez la femelle. Chez les *Xylopagurus* américains, cet appendice a sensiblement la même conformation dans les deux sexes. Comme j'ai pu l'observer chez des représentants des différentes espèces, il existe des différences spécifiques dans la forme du propode : sa saillie disto-dorsale peut former une véritable pince avec le dactyle, lequel est soit de même longueur que cette saillie (*X. cancellarius*), soit légèrement plus long (*X. anthonii*, Lemaitre, 1995, fig. 12c). Dans d'autres cas, l'angle disto-dorsal du propode est très peu saillant et le dactyle se rabat sur lui, l'extrémité de l'appendice apparaissant plutôt comme subchéliforme (*X. tayrona*, Lemaitre *et* Campos, 1993, fig. 4f).

Comme on le constate d'après les bonnes illustrations données par Lemaitre (1995, fig. 7a-e), la face operculaire du sixième tergite abdominal de chacune des cinq espèces de *Xylopagurus* précédemment connues offre des particularités qui suffiraient à son identification. Le fait que l'auteur fonde en grande partie sa clé sur ces particularités témoigne de leur valeur en tant que critères spécifiques. Or, la comparaison avec *X. philippinensis* et *X. caledonicus* montre que ceux-ci, bien que des détails d'ornementation du sixième tergite les distinguent, présentent à cet égard des caractères communs qui les apparentent et les opposent aux autres espèces.

C'est tout d'abord, le relief de la région antérieure, avec trois dépressions longitudinales. Chez les espèces américaines, seule la dépression médiane (« *longitudinal median groove* ») a son homologue, flanquée, sauf chez *X. tayrona*, de deux renflements longitudinaux (« *anteromedian ridges* ») ; entre ceux-ci et les bords latéraux la surface peut être plus ou moins inégale, mais il n'y a aucune indication de dépressions ni de renflements parallèles à l'axe.

La sétation de cette région sépare également les deux groupes géographiques de *Xylopagurus*. Les soies, localisées sur les renflements, longues chez *X. philippinensis*, très courtes chez *X. caledonicus*, sont groupées en faisceaux, et ceux-ci implantés sur des protubérances arrondies plus ou moins saillantes, alors que chez les autres espèces, les soies, en dehors des marginales, ne sont pas fasciculées et sont éparses, plus ou moins longues, plus ou moins denses, sur l'ensemble de la surface. Les protubérances sétifères coniques en avant de la dépression transverse, fortes chez *X. philippinensis*, atténuées chez *X. caledonicus*, n'ont pas leurs homologues chez les espèces américaines, sauf peut-être chez *X. cancellarius*, chez lequel deux paires de telles protubérances existent, près de la gouttière centrale, de part et d'autre de la dépression transverse.

Enfin, en ce qui concerne la région postérieure, elle est creusée d'une cuvette très nettement triangulaire, avec des limites latérales rectilignes et plus ou moins cristiformes chez les espèces américaines, alors que chez les deux espèces indo-ouest pacifiques la dépression, plus large, est limitée latéralement par des renflements très arrondis.

REMARQUES SUR LA DISTRIBUTION DES ESPÈCES DU GENRE *Xylopagurus*

De toutes les espèces du genre *Xylopagurus* aujourd'hui connues, la seule qui vive dans des eaux relativement peu profondes, depuis l'intertidal jusqu'à une centaine de mètres, est celle du Pacifique oriental, *X. cancellarius*. Parmi les cinq espèces présentes dans la mer des Antilles, l'une peut encore être considérée comme littorale, puisqu'elle a été signalée entre 100 et 200 m environ. Les autres appartiennent plutôt au domaine bathyal : elles se tiennent à des profondeurs variables, principalement entre 250 et 350 m, avec des captures occasionnelles en deçà ou au-delà de ces limites pour certaines, sans que l'on puisse déceler de différences nettes dans les niveaux bathymétriques qu'elles fréquentent.

Les deux espèces indo-ouest pacifiques sont également bathyales. *X. philippinensis* n.sp. a été recueillie entre 248 et 476 m. On la rencontre aux mêmes niveaux que la majorité des espèces caraïbes, mais aussi à des profondeurs un peu plus grandes. Quant à *X. caledonicus*, dont les

récoltes proviennent de l'est de la Nouvelle-Calédonie, c'est l'espèce la plus profonde du genre, avec des captures entre les limites certaines de 366 et 591 m.

La distribution disjointe du genre *Xylopagurus*, Indo-Ouest Pacifique d'une part, Pacifique-est et Atlantique-ouest d'autre part, permet de considérer qu'il s'agit de relictes téthysiennes. Elle évoque celle d'autres Pagurides, les *Pylocheles* (Pylochelidae, *cf.* Forest 1987 : 236) et les *Bathynarius* (Diogenidae, *cf.* Forest 1992 : 498). Certes, ces deux genres ne sont pas connus pour l'instant de l'est du Pacifique, mais sont présents l'un et l'autre, à la fois dans le Pacifique occidental ou central et dans la mer des Antilles.

Remerciements

Rafael Lemaitre a beaucoup apporté à la connaissance des *Xylopagurus.* On lui doit d'abord la description, en collaboration avec N. H. Campos, de la troisième espèce du genre, puis une excellente révision incluant deux espèces supplémentaires. Cette révision, avec ses descriptions détaillées et ses nombreuses illustrations, a considérablement facilité l'étude du matériel indo-ouest pacifique. J'assure également Rafael Lemaitre de ma gratitude pour l'aide qu'il m'a fournie en me communiquant des spécimens des espèces non représentées dans nos collections, ceci à titre d'échange ou de prêt. Grâce à lui, j'ai ainsi pu comparer les deux espèces décrites ici à tous les *Xylopagurus* précédemment connus.

RÉFÉRENCES

Forest J. 1987. — Les Pylochelidae ou « Pagures symétriques » (Crustacea Coenobitoidea), *in* Résultats des campagnes MUSORSTOM, 3. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle,* Paris 137 : 1-254.

— 1992. — Présence du genre *Bathynarius* en Indonésie et dans le Pacifique central, avec la description de deux espèces nouvelles. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle,* série 4, A 14 (2) : 483-500.

Forest J. & Holthuis L. B. 1997. — *A. Milne-Edwards'Recueil de Figures de Crustacés nouveaux ou peu connus, 1883.* Nouvelle édition en fac-similé/New facsimile edition. Backhuys publishers, Leiden, 128 p.

Lemaitre R. 1995. — A Review of the Hermit crabs of the Genus *Xylopagurus* A. Milne-Edwards, 1880 (Crustacea: Decapoda: Paguridae), Including Descriptions of Two New Species. *Smithsonian Contributions to Zoology* 570: 1-27.

Lemaitre R. & Campos N. H. 1993. — Two New hermit Crabs (Crustacea: Decapoda: Paguridae) from the Carribean Sea. *Proceedings of the biological Society of Washington* 106 (3): 554-565.

Milne-Edwards A. 1880. — Études préliminaires sur les Crustacés, 1[e] Partie, *in* Reports on the Results of Dredging under the Supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, and in the Caribbean Sea, 1877, 1878, 1879, by the U. S. Coast Survey Steamer *Blake,* Lieut.-Commander C. D. Sigsbee, U. S. N., and Commander J. R. Bartlett, U. S. N., Commanding. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 8 (1): 1-68.

— 1883. — *Recueil de Figures de Crustacés nouveaux ou peu connus.* 1[ère] livraison : 1-3, pls 1-44.

Milne-Edwards A. & Bouvier E.-L. 1893. — Description des Crustacés de la Famille des Paguriens recueillis pendant l'Expédition, *in* Reports on the Results of Dredging, under the Supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-1878), in the Caribbean Sea (1878-1879), and along the Atlantic coast of the United States (1880), by the U. S. Coast Survey Steamer *Blake,* Lieut.-Com. C. D. Sigsbee, U. S. N., and Commander J. R. Bartlett, U. S. N., commanding, XXXIII. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 14 (3): 1-172.

Walton B. C. 1950. — Some New and Rare Pagurids. *Journal of the Washington Academy of Science* 40 (6): 188-193.

Soumis pour publication le 20 juin 1996 ;
accepté le 30 septembre 1996.

Morphology of the megalopa and first crab stage of the mediolittoral crab *Pachygrapsus marmoratus* (Brachyura, Grapsidae, Grapsinae)

Guillermo GUERAO
Dept. Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona,
Avinguda Diagonal 645, 08028 Barcelona (Spain)

Pere ABELLÓ
Institut de Ciències del Mar (CSIC),
Passeig Joan de Borbó s/n, 08039 Barcelona (Spain)

José A. CUESTA
Dept. Ecología, Facultad de Biología,
Apdo 1095, 41080 Sevilla (Spain)

KEY WORDS
Megalopa,
Pachygrapsus,
Grapsidae,
larval development,
Brachyura.

ABSTRACT
Megalopae of the grapsid crab *Pachygrapsus marmoratus* were captured from a mediolittoral rocky shore in the western Mediterranean and juveniles were obtained by rearing the megalopae in the laboratory. The megalopa and the first crab stage are described and illustrated. The morphological characters of the megalopa of *P. marmoratus* are compared with those of the other known megalopae of the subfamily Grapsinae.

MOTS CLÉS
Mégalope,
Pachygrapsus,
Grapsidae,
développement larvaire,
Brachyura.

RÉSUMÉ
Des mégalopes du crabe grapsidé *Pachygrapsus marmoratus* ont été capturées sur des rochers médiolittoraux en Méditerranée occidentale. Les crabes juvéniles ont été obtenus au laboratoire à partir de ces mégalopes. La mégalope et le premier crabe sont décrits et illustrés. Les caractéristiques morphologiques de la mégalope de *P. marmoratus* sont comparées avec celles des autres mégalopes déjà décrites d'autres crabes de la sous-famille Grapsinae.

INTRODUCTION

Megalopae play an important role within the life cycle of a crab, since this is the larval stage which is going to perform, through metamorphosis, the change from a planktonic to a benthic life-style, hence the importance of knowing in detail the morphological characteristics which make this stage so adaptable to so different environments and which provide the animals with the behavioural capabilities to perform the habitat change (Forward & Rittschoff 1994; Olmi 1994; Zeng *et al.* 1997). In addition, morphological studies on crustacean larval stages, and especially on stages related to metamorphic moults, such as crab megalopae, provide important information on the evolutionary lines followed by the larval development of a species (Rice 1980, 1988).

Three species of the genus *Pachygrapsus* inhabit the northeast Atlantic and Mediterranean waters: *P. marmoratus* (Fabricius, 1787), *P. transversus* (Gibbes, 1850), and *P. maurus* (Lucas, 1846). They inhabit the mediolittoral and/or shallow sublittoral regions on rocky shores. *P. marmoratus* is distributed throughout the Mediterranean Sea, Black Sea, and eastern Atlantic warers from Brittany to Morroco and the Canary islands, including the Azores and Madeira (Zariquiey-Álvarez 1968; Ingle 1980; Manning & Holthuis 1981). It is one of the typical, and most easily seen and observed species of the mediolittoral zone of rocky shores in the western Mediterranean (Forstner 1967; Ros *et al.* 1985). However, the knowledge of its ecology is very poor and mainly based on faunistic records. Only Vernet-Cornubert (1958) devoted part of her thesis to the understanding of the life cycle of *P. marmoratus* in the Mediterranean waters of the south of France. Most other published studies dealing with the species are based on aspects of its physiology (*e.g.* Houlihan & Innes 1984; Huni & Aravindan 1985; Warburg *et al.* 1987).

The complete larval development of any species of the genus *Pachygrapsus* is, so far, unknown. The complete zoeal development (but not the megalopal stage) of *P. crassipes* and *P. gracilis* and the early zoeal stages of *P. maurus* and *P. transversus* have been described (Lebour 1944; Schlotterbeck 1976; Ingle 1987; Brossi-Garcia & Domingues-Rodriguez 1993; Cuesta & Rodríguez 1994). Also, incomplete descriptions of larvae of *P. crassipes* and *P. transversus* are known from material obtained from the plankton (Rathbun 1923; Rossignol 1957; Villalobos 1971). Concerning *P. marmoratus*, only the first and second zoeal stages, obtained from both the plankton and laboratory rearings, are properly known (Cano 1892; Williamson 1915; Hyman 1924; Bourdillon-Casanova 1960; Paula 1985; Ingle 1987, 1992; Cuesta & Rodríguez 1994). The present paper describes the morphology of the megalopa and the first juvenile of *P. marmoratus*.

MATERIAL AND METHODS

A few large megalopae were collected by hand in October 1995 from among seaweeds on the mediolittoral zone of a rocky shore near Tarragona (41°06.4'N - 01°17.1'E) in the western Mediterranean in an area where both adult and juvenile *Pachygrapsus marmoratus* were abundant. Some megalopae were fixed in 4% buffered formalin and two of them were kept alive, immediately transported to the laboratory and kept in a constant temperature room at 18 ± 1 °C in aquaria with filtered and well aerated sea water. These two megalopae moulted during the first night in the laboratory and the juvenile crabs were subsequently reared to the fourth stage. Exuviae of megalopae and juvenile crabs were preserved in 70% ethanol.

Dissection of the appendages and measurements were performed with a binocular microscope equipped with an ocular micrometer. A phase contrast microscope was used in the observation (after mounting in polyvinyl lactophenol) of the setal structures of the appendages. All drawings were made with the aid of a *camera lucida*. Carapace width (CW) was measured as the greatest distance across the carapace, and carapace length (CL) as the distance between the frontal margin and the posterior margin of the carapace.

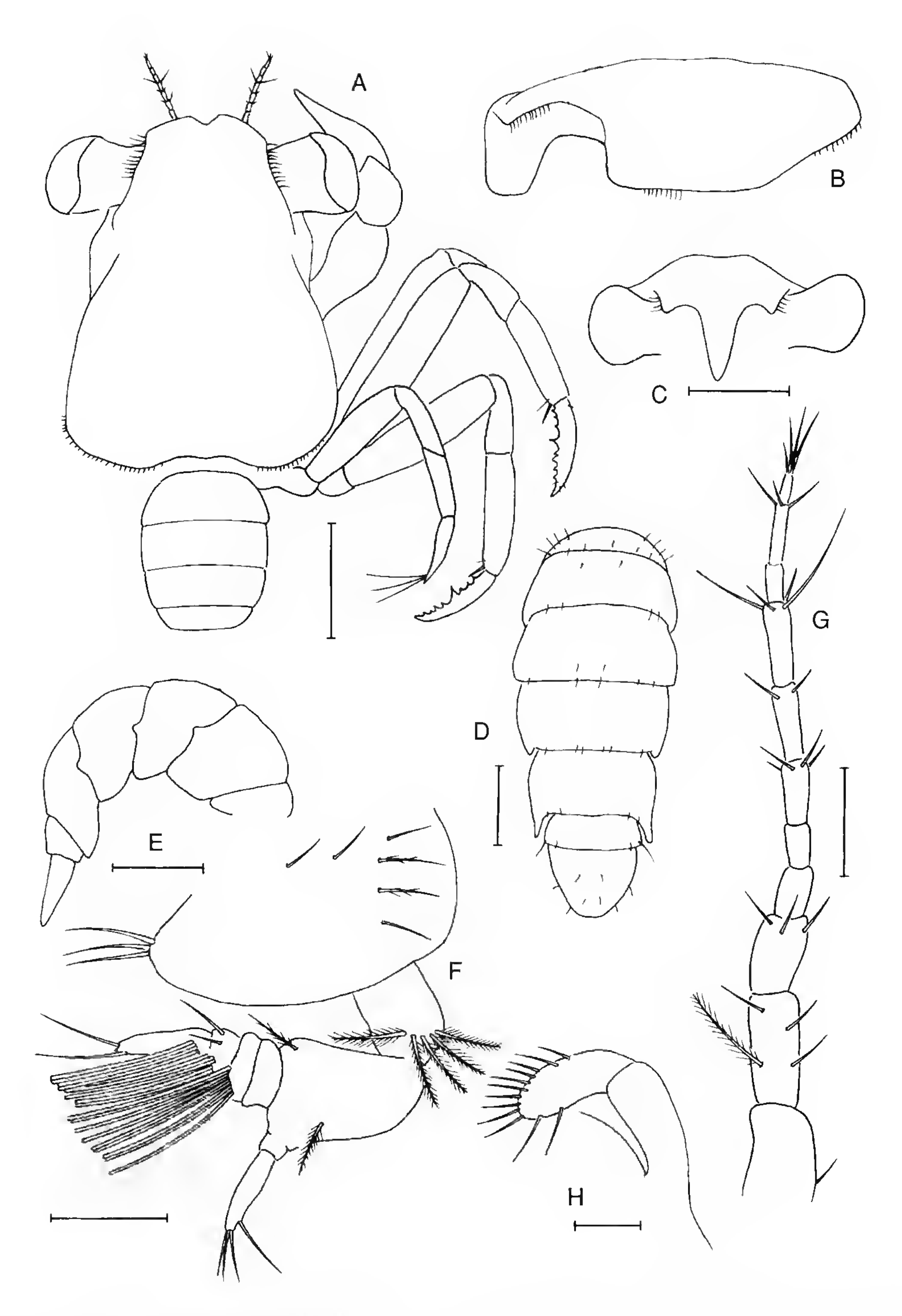


FIG. 1. — *Pachygrapsus marmoratus*, megalopa. **A**, dorsal view; **B**, carapace, lateral view; **C**, carapace, frontal view; **D**, abdomen, dorsal view; **E**, abdomen, lateral view; **F**, antennule; **G**, antenna; **H**, mandible, endopod. Scale bars: A-C, 1 mm; D, E, 0.5 mm; F, G, 0.2 mm; H, 0.1 mm.

RESULTS

MEGALOPA

Dimensions (range)
CL 3.0-3.2 mm; CW 2.1-2.3 mm.

Carapace (Fig. 1A-C)
Longer than broad, narrowing anteriorly and without spines; dorsal surface smooth; rostrum strongly deflected ventrally forming a laterally flattened keel or partition; lateral margin of the ocular, hepatic, and metabranchial regions with 10-11, 9, and about 30 simple setae, respectively.

Antennule (Fig. 1F)
Peduncle 3-segmented, with respectively 9, 5, 2 setae, basal segment bulbous; endopod 2-segmented with 0, 3 + 1 setae; exopod 4-segmented with 0, 16-18, 13, 5 aesthetascs and 0, 0, 1-2, 2 setae, respectively.

Antenna (Fig. 1G)
Protopod 3-segmented, segment 2 with 3 simple setae and one longer plumose seta, segment 3 with 3 setae; flagellum 8-segmented, with 0, 0, 4, 2, 4-5, 0, 3, 4 setae.

Mandible (Fig. 1H)
Mandibular palp 2-segmented with 0, 12 setae.

Maxillule (Fig. 2A)
Coxal endite with 18-20 setae; basial endite with 29 setae, and 4 setae on its inner lateral margin; endopod 2-segmented with 2, 3 setae.

Maxilla (Fig. 2B)
Coxal endite deeply bilobed with 5 + 15 setae; basial endite bilobed with 16-17 + 13 setae; endopod unsegmented with 4 plumose setae in its outer lateral margin; exopod (scaphognathite) with 79-82 marginal plumose setae and 4 medial setae.

First maxilliped (Fig. 2C)
Coxal endite with 20 setae; basial with 17 marginal setae; epipod with 23 long setae; endopod unsegmented with four setae; exopod 3-segmented; proximal segment with 3-5 plumose setae placed distally, distal segment with 4 long terminal plumose setae.

Second maxilliped (Fig. 2D)
Epipod with 14 setae; endopod 4-segmented with 2, 1, 6-7, 12 setae; exopod 3-segmented, with one simple and 1-3 distally placed plumose setae on its proximal segment and 5 terminal plumose setae on its distal.

Third maxilliped (Fig. 3A)
Protopod with 6 setae; epipod with 13 setae and 31 long setae; endopod 5-segmented with 21-23, 12, 9-10, 19, 13 setae; exopod is 2-segmented, with 5-7 simple setae on the proximal segment and 5 terminal plumose setae on the distal.

Pereiopods (Figs 1A, 3B-F)
Without ischial or coxal spines; propodial segment of pereiopods 2-4 with a strong terminal spine on its inner margin, armed with two rows of spinules; inner margin of dactylus of pereiopods 2-4 armed with eight teeth, of which the first is articulated and the fourth is the largest; pereiopod 5 with 3 long subterminal setae.

Abdomen (Fig. 1D, E)
With 6 somites, broader than longer, plus telson; segments 2-4 with a small postero-lateral process; postero-lateral margin of the fifth segment slightly prolonged towards the rear.

Pleopods (Fig. 3G-I)
Present on segments 2-6; endopods with 5, 5, 5, 4 coupling hooks; exopod of segments 1-4 with 27, 30, 28, 25 long plumose natatory setae; uropods with 2 setae on the basal segment, and 17 on the distal.

Telson (Figs 1D, 3I)
Broader than long; posterior margin rounded; dorsal surface with 2 + 2 median and 4 marginal setae.

FIRST CRAB

Dimensions
CL 2.8 mm; CW 3.19-3.2 mm.

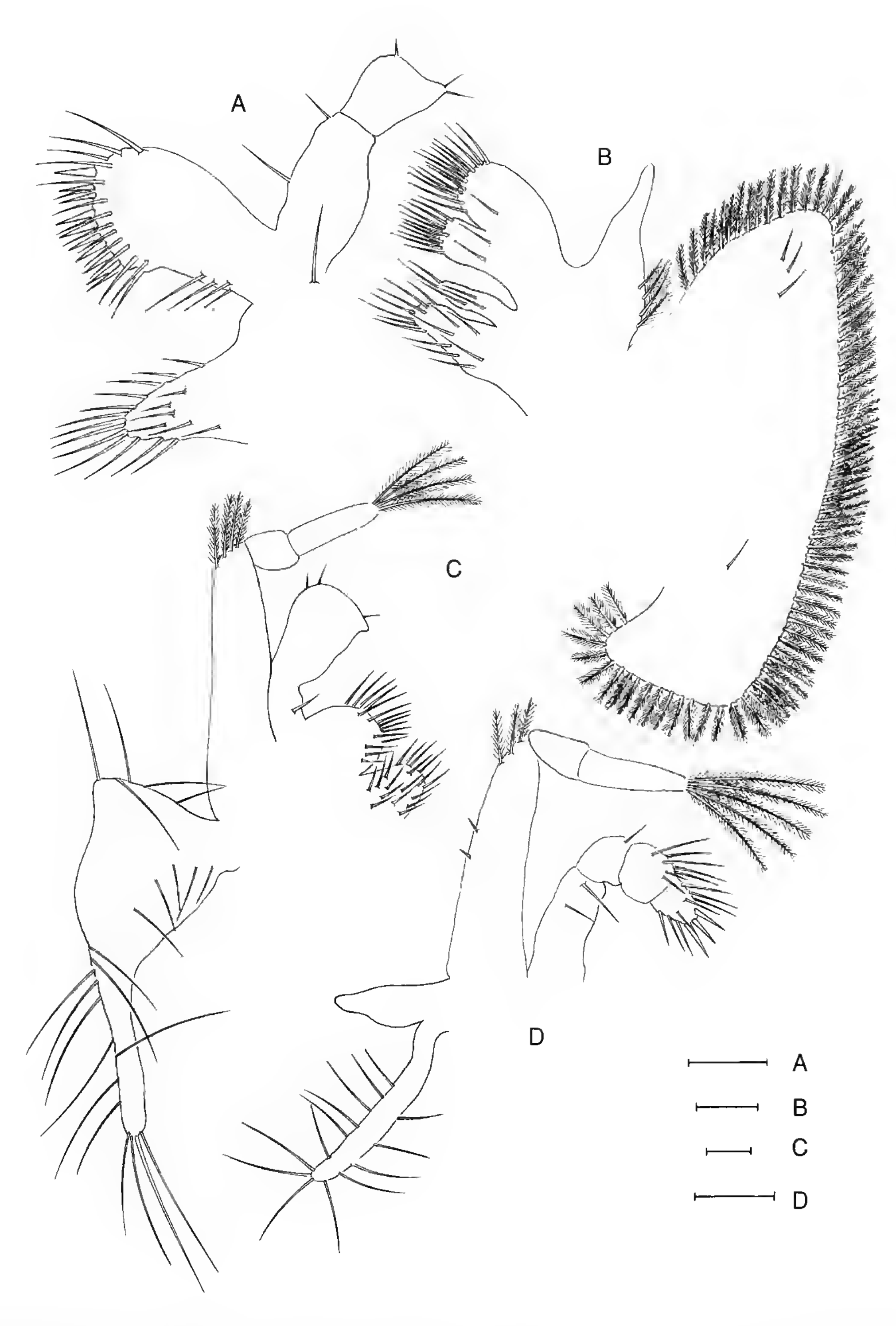


FIG. 2. — *Pachygrapsus marmoratus*, megalopa. **A**, maxillule; **B**, maxilla; **C**, first maxilliped; **D**, second maxilliped. Scale bars: A-C, 0.1 mm; D, 0.2 mm.

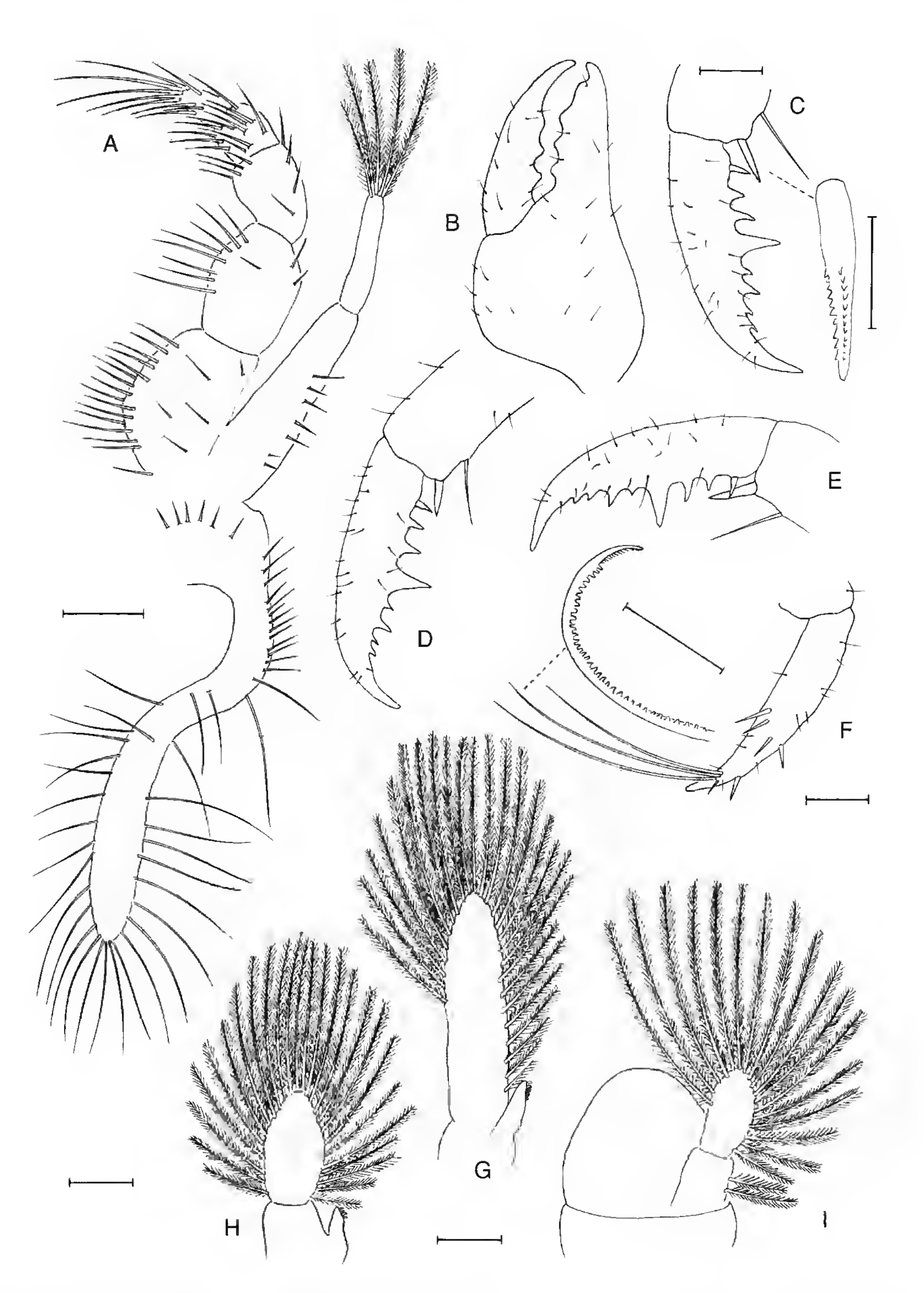


FIG. 3. — *Pachygrapsus marmoratus*, megalopa. **A**, third maxilliped; **B**, pereiopods 1, chela; **C-F**, dactylus of pereiopod 2-5; **G**, pleopod 1; **H**, pleopod 4; **I**, telson and right uropod. Scale: 0.2 mm.

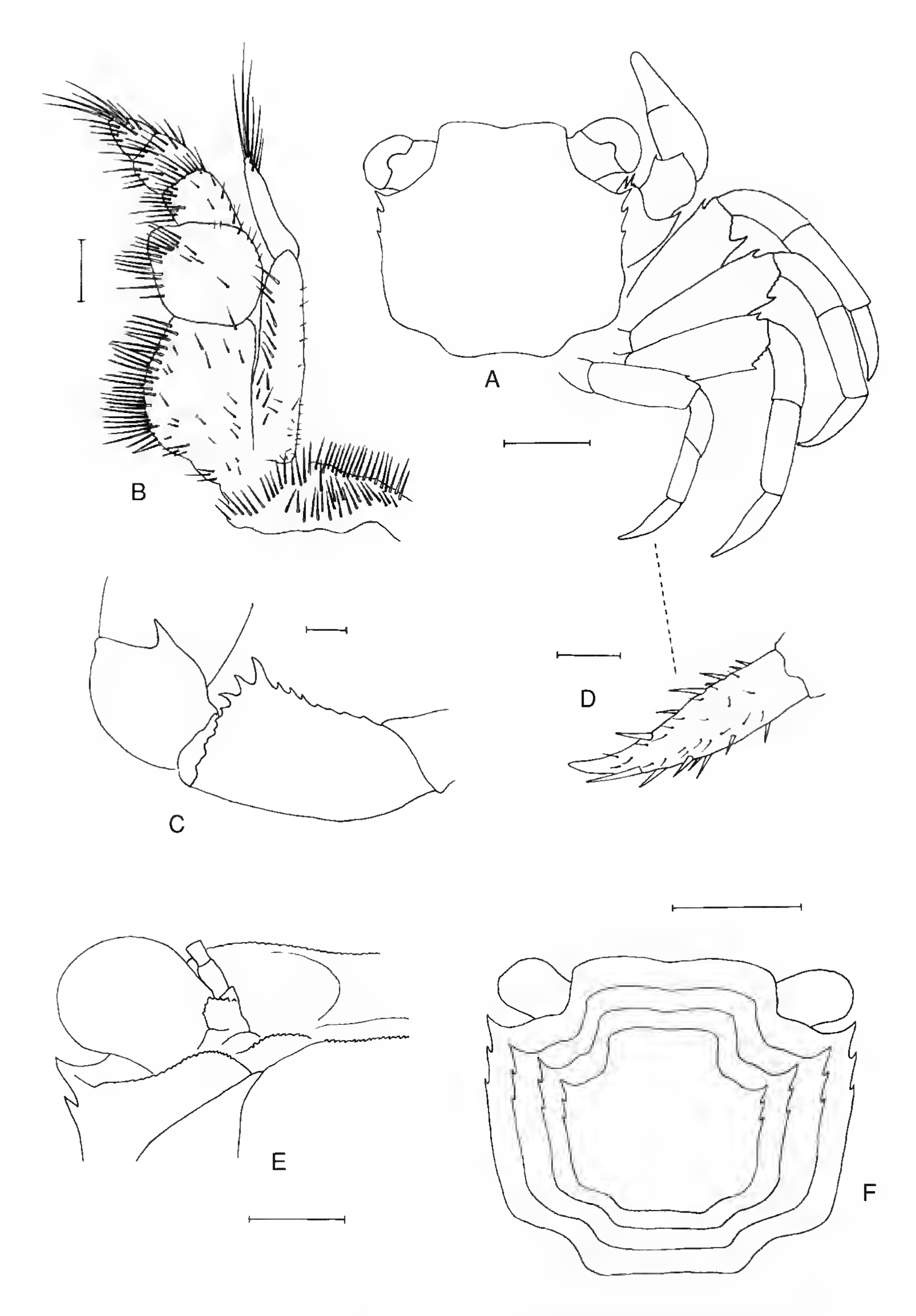


Fig. 4. — *Pachygrapsus marmoratus*, first juvenile. **A**, dorsal view; **B**, third maxilliped; **C**, merus and carpus of chelae; **D**, dactylus of pereiopod 5; **E**, fronto-orbital region, ventral view; **F**, cephalotorax of juvenile 1-4. Scale bars: A, 1 mm; B, C, 0.2 mm; E, 0.5 mm; F, 2 mm.

Carapace (Fig. 4A, E)
Broader than long; frontal region broad, front measuring more than one half carapace width; orbital dorsal margin slightly angular; the V-shaped notch on the ventral outer margin of the orbit, present on the adult crab (Ingle 1980), is very poorly marked or absent in the first three juvenile crab stages (Fig. 4E); lateral regions of the carapace dorsal surface with many transverse to obliquely placed carinae; antero-lateral margins of carapace with three acute teeth, first largest and third smallest.

Third maxilliped (Fig. 4B)
Endopod 5-segmented with about 65, 35, 39, 35, and 17 setae; exopod 2-segmented with more than 41 setae on the proximal segment and 8 terminal plumose setae on the distal segment; epipodite with more than 100 setae and more than 74 non-plumose long setae.

Pereiopods (Fig. 4A, C, D)
Cheliped merus transversely striated and distal margin serrate; with acute carpal spine (Fig. 3C); pereiopods stout and compressed; merus of second to fifth pairs broad and transversely striated (except fifth); upper margins carinate, often with minute spinules; margins of dactyl of all pereiopods with prominent spines (Fig. 4D).

SECOND TO FOURTH CRAB STAGES
Specimens from second to fourth crab stages are similar in morphology to first stage, only differing in size from the stage described (Fig. 4F).

DISCUSSION

The megalopae studied herein were captured in the mediolittoral zone (Ros *et al.* 1985) at the end of the reproductive season of *Pachygrapsus marmoratus* (Vernet-Cornubert 1958; Zariquiey-Álvarez 1968; García-Raso 1984) and the reared juvenile crabs were typically grapsid in carapace shape and morphology, having three teeth on the antero-lateral margins. This character, specific to *P. marmoratus* in the Mediterranean, together with the habitat where the megalopae were captured, allowed confident specific identification (Zariquiey-Álvarez 1968; Ingle 1980; Manning & Holthuis 1981).

Knowledge of the larval development of grapsid crabs is limited. Thus, while the family includes over 377 species, the megalopal stage is adequately described for only thirty-one species (Cuesta & Schubart, unpublished data). Within the subfamily Grapsinae, the megalopal stage is properly known for only nine species: *Pachygrapsus marmoratus* (see Cano 1892); *P. transversus* (see Rossignol 1957); *P. crassipes* (see Rathbun 1923); *Grapsus strigosus* (see Gohar & Al-Kholy 1957); *Planes minutus* (as *Nautilograpsus* in Cano 1892); *Planes cyaneus* (see Muraoka 1973); *Metopograpsus latifrons* (see Kakati 1982); *M. maculatus* (see Pasupathi & Kannupandi 1986); *M. frontalis* (see Fielder & Greenwood 1983). But the descriptions of only four of them have been based on material reared in the laboratory: *P. cyaneus*, *M. frontalis*, *M. maculatus* and *M. latifrons*. However, the megalopa described by Gohar & Al-Kholy (1957) from the plankton and attributed to *G. strigosus* is very similar in morphology to those of the genus *Metopograpsus* and, since there are no proper descriptions of megalopae of the genus *Grapsus*, it could belong to *M. messor*, a species also present in that area.

The megalopa of *Pachygrapsus marmoratus* was previously incompletely described by Cano (1892). This author described two megalopal stages for the species, but only one actually belonged to a Grapsid crab (Hyman 1924; Ingle 1987, 1992). This megalopa was very similar to the megalopa described herein, but the brief description provided by Cano does not allow a detailed comparison.

Other described megalopae of species of the genus *Pachygrapsus* are those provided by Rossignol (1957) for *P. transversus*, based on material captured by hand on the shores of central West Africa, and by Rathbun (1923) for *P. crassipes* from megalopae collected in the plankton off the west coast of Mexico. These descriptions are incomplete since there is no information on setation and detailed morphological characteristics. No appendages are described and only drawings showing the overall dorsal (and frontal in the case of *P. crassipes*) morphology of the whole animal are presented. The overall

carapace shape and that of the pereiopods of both species are very similar and also similar to those of *P. marmoratus* described herein. In all species the spinulation of the dactyls of the pereiopods 2-4 is particularly well developed. Concerning other megalopae of the subfamily Grapsinae, only those of *Metopograpsus latifrons, M. frontalis, M. maculatus* and *Planes cyaneus* are sufficiently well described (Table 1) (Muraoka 1973; Kakati 1982; Fielder & Greenwood 1983; Pasupathi & Kannupandi 1986). The megalopa of *Metopograpsus* differs mainly from that of *Pachygrapsus marmoratus* in carapace shape and morphology of the frontal region, besides some additional differences in setation and shape of the fifth abdominal segment. That of *P. cyaneus* differs mainly in size (it is much bigger than that of *P. marmoratus*) and also in setation, but not in overall shape. The most important differences in setation between the megalopae of *P. cyaneus* and *P. marmoratus* are those of the protopod of the uropod. Thus, the megalopae of *P. marmoratus* bear two plumose setae and that of *P. cyaneus* bear three. Also, the endopod of the maxilla bears four setae in *P. marmoratus* and seven in *P. cyaneus*.

Acknowledgements

We wish to thank Miss C. Simón for her help in collecting the material as well as Miss A. C. Costa (University Açores) for her bibliographical assistance.

TABLE 1. — Morphological characteristics of several described megalopae of the subfamily Grapsinae.

Features	***P. marmoratus*** (present study)	***M. frontalis*** (Fielder & Greewood 1983)	***M. maculatus*** (Pasupathi & Kannupandi 1986)	***M. latifrons*** (Kakati 1982)	***P. cyaneus*** (Muraoka 1973)
Dimensions:					
CL (mm)	3.0-3.2	1.56-1.64	1.79	1.85	3.5-4.5
CW (mm)	2.1-2.3	1,46-1.76	1,60	1.55	1.5
Antennule setation:					
endopod	0, 4	0, 4	0, 2	0, 3	0, 5
exopod (A)	0, 16-18, 13, 5	0, 6, 5, 4	6, 7, 9, 0	24 (total)	?
exopod (S)	0, 0, 1-2, 2	0, 1, 2, 2	0, 0, 0, 2	?	?
Antenna setation:					
protopod	0, 3 + 1, 3	3, 2 + 1, 3	1, 2, 2	1, 2, 2	8, 2, 2
flagellum	0, 0, 4, 2, 5, 0, 3, 4	0, 0, 4, 1, 5, 0, 3, 3	2, 0, 0, 0, 6, 1, 3, 3	0, 0, 3, 0, 5, 1, 2, 2	0, 0, 3, 2, 3, 0, 2, 3
Mandible setation:					
palp	0, 12	0, 7	0, 0, 9	0, 0, 8	0, 10
Maxillule setation:					
endopod	2, 3	0, 0	0, 3	0, 0	2, 1
basial endite	29	28	23	20	21
coxal endite	18-20	15	12	11-12	15
Maxilla setation:					
basial endite	16-17 + 13	9 + 1	12 + 13	21	20
coxal endite	5 + 15	7 + 10	9 + 1	12	18
scaphognathite	79-82	58-63	76	71	?
Maxilliped I setation:					
coxal endite	20	14	12	10	13
basial endite	17	13-14	20	17	17
epipod	23	11	9	7	?
exopod	3-5, 0, 4	3, 4	2, 4	2, 4	3, 0, 6
Maxilliped II setation:					
epipod	14	3	0	0?	?
endopod	2, 1, 6-7, 12	1, 1, 6, 9	0, 1, 5, 5, 7	0, 0, 1, 4, 10	2, 1, 7, 9
exopod	2-5, 0, 5	2, 5	0, 6	0, 5	3, 0, 5
Maxilliped III setation:					
epipod	13 + 31	7-9 + 22	12	14	36
endopod	23, 12, 10, 19, 13	15, 10, 8, 10, 10	16, 5, 2, 7, 6	14, 6, 1, 8, 5	17, 10, 5, 6, 8
exopod	5-7, 5	5, 5	0, 4	0, 4	0, 4
Uropod setation:					
exopod	2, 17	2, 13	1, 16	2, 16	3, 20-23

REFERENCES

Bourdillon-Casanova L. 1960. — Le méroplancton du Golfe de Marseille : les larves de crustacés décapodes. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 30 : 1-286.

Brossi-Garcia A. L. & Domingues-Rodriguez M. 1993. — Zoeal morphology of *Pachygrapsus gracilis* (Saussure, 1858) (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. *Invertebrate Reproduction and Development* 24 (3): 197-204.

Cano G. 1892. — Sviluppo postembrionale del Dorippidei, Leucosiadi, Corystoidei e Grapsidi. *Memorie di Matematica e di Fisica della Società Italiana delle Scienze* 8 (4): 1-14.

Cuesta J. A. & Rodríguez A., 1994. — Early zoeal stages of *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), *P. transversus* (Gibbes) and *P. maurus* (Lucas) (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) reared in the laboratory. *Scientia Marina* 58 (4): 323-327.

Fielder D. R. & Greenwood J. G. 1983. — The complete larval development of *Metopograpsus frontalis* Miers (Decapoda, Grapsidae), reared in the laboratory. *Proceedings of the Royal Society of Queensland* 94: 51-60.

Forstner H. 1967. — Zur Kenntnis der Verteilung der Brachyura Brachyrhyncha in Littoral Istriens. *Thalassia Jugoslavica* 3: 34-42.

Forward R. B. & Rittschoff D. 1994. — Photoresponses of crab megalopae in offshore and estuarine waters: implications for transport. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 182: 183-192.

García-Raso J. E. 1984. — Brachyura of the coast of southern Spain. *Spixiana* 7: 105-113.

Gohar H. A. F. & Al-Kholy A. A. 1957. — The larvae of some brachyuran crustacea. *Publications marine biological Station Ghardaqa* 9: 145-176.

Houlihan D. F. & Innes A. J. 1984. — The cost of walking in crabs: aerial and aquatic oxygen consumption during activity of two species of intertidal crab. *Comparative Biochemistry and Physiology* 77 A (2): 325-334.

Huni A. A. D. & Aravindan C. M. 1985. — The effect of salinity on the oxygen consumption of two intertidal crustaceans. *Comparative Biochemistry and Physiology* 81 A (4): 869-871.

Hyman O. W. 1924. — Studies on larvae of crabs of the family Grapsidae. *Proceedings of the U. S. National Museum* 65 (10): 1-8.

Ingle R. W. 1980. — *British Crabs*. Oxford University Press & British Museum (Natural History), Oxford & London, 222 p.

— 1987. — The first zoea of three *Pachygrapsus* species and of *Cataleptodius floridanus* (Gibbes) from Bermuda and Mediterranean (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Bulletin British Museum of Natural History (Zoology)* 52 (1): 31-41.

— 1992. — *Larval Stages of Northeastern Atlantic Crabs. An Illustrated Key*. Chapman and Hall, London, 363 p.

Kakati V. S. 1982. — Larval development of the Indian grapsid crab, *Metopograpsus latifrons* H. Milne Edwards *in vitro*. *Indian Journal of Marine Science* 2 (4): 311-316.

Lebour M. V. 1944. — Larval crabs from Bermuda. *Zoologica* 29: 113-128.

Manning R. B. & Holthuis L. B. 1981. — West african brachyuran crabs. *Smithsonian Contributions to Zoology* 306: 1-379.

Muraoka K. 1973. — On the characters of the larva and the seasonal change of occurrence of the *Sargassum* crab, *Planes cyaneus* Dana. *Bulletin of the Kanagawa Prefectural Museum* 6: 45-53.

Olmi E. J. 1994. — Vertical migration of blue crab *Callinectes sapidus* megalopae: implications for transport in estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 113: 39-54.

Pasupathi K. & Kannupandi T. 1986. — Laboratory reared larval stages of the mangrove grapsid crab, *Metopograpsus maculatus* H. Milne Edwards. *Mahasagar* 19 (4): 233-244.

Paula J. 1985. — The first zoeal stages of *Polybius henslowi* Leach, *Maja squinado* (Herbst), *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), and *Uca tangeri* (Eydoux) (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Arquives do Museo Bocage*, serie B (II) 17: 137-147.

Rathbun M. 1923. — The Brachyuran crabs collected by the U. S. Fisheries Steamer *Albatros* in 1911, chiefly on the West Coast of Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 619-673.

Rice A. L. 1980. — Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura. *Transactions of the Zoological Society of London* 35: 271-424.

— 1988. — The megalopa stage in majid crabs, with a review of spider crab relationships based on larval characters. *Symposia of the Zoological Society of London* 59: 27-46.

Ros J. D., Romero J., Ballesteros E. & Gili J. M. 1985. — Diving in blue water. The benthos: 233-295, *in* Margalef R. (ed.), *Key Environments. Western Mediterranean*. Pergamon Press, Oxford.

Rossignol M. 1957. — II. Crustacés Décapodes Marins de la Région de Pointe-Noire : 71-136, *in* Collignon J., Rossignol M. & Roux Ch. (eds), *Mollusques, crustacés, poissons marins des côtes d'A.E.F. en collection au Centre d'Océanographie de l'Institut d'Études Centrafricaines de Pointe-Noire*. Ministère de la France d'Outre-Mer.

Schlotterbeck R. E. 1976. — The larval development of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall, 1840 (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) reared in the laboratory. *Crustaceana* 30: 184-200.

Vernet-Cornubert G. 1958. — Recherches sur la sexualité du crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 96(3) : 100-276.

Villalobos C. R. 1971. — First zoeal stage of *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Revista de Biologia Tropical* 18: 107-113.

Warburg M. R., Goldenberg S. & Tudiver B. 1987. — Osmotic and ionic regulation in two *Pachygrapsus* crabs, under varying salinities and dehydration. *Comparative Biochemistry and Physiology* 86 (A): 761-765.

Williamson H. C. 1915. — VI. Crustacea Decapoda. Larven. *Nordisches Plankton* (Keil) (6) 18: 315-588.

Zariquiey-Álvarez R. 1968. — Crustáceos decápodos ibéricos. *Investigación Pesquera* 32: 1-510.

Zeng C., Naylor E. & Abelló P. 1997. — Endogenous control of timing of metamorphosis in megalopae of the shore crab *Carcinus maenas. Marine Biology* 128: 299-305.

Submitted for publication on 28 March 1996; accepted on 24 June 1996.

A new *Hexagonalia* (Brachyura, Xanthoidea, Trapeziidae), obligate commensal on Stylasteridae

Bella S. GALIL
Israel Oceanographic and Limnological Research, National Institute of Oceanography,
P. O. Box 8030, Haifa 31080 (Israel)

KEY WORDS
Trapeziidae,
Hexagonalia,
obligate commensal,
Stylasteridae,
Tikehau atoll.

ABSTRACT
A new species of *Hexagonalia* Galil, 1986 is described from Tikehau atoll, South-West Pacific. It is illustrated and compared with its only congener, *H. brucei* (Serène, 1973).

MOTS CLÉS
Trapeziidae,
Hexagonalia,
commensal obligatif,
Stylasteridae,
Tikehau atoll.

RÉSUMÉ
Une espèce nouvelle d'*Hexagonalia* Galil, 1986 est décrite de Tikehau atoll, dans le Pacifique Sud-Ouest. Elle est illustrée et comparée à l'espèce voisine *H. brucei* (Serène, 1973).

INTRODUCTION

The Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération (ORSTOM) has undertaken surveys of the Tuamotu Islands. Amongst these collections was a new species of *Hexagonalia*, a genus described for a stylasterid commensal (Galil 1986). The type and only known species, *H. brucei* (Serène, 1973), was described from the western Indian Ocean.

DESCRIPTION

Hexagonalia laboutei n.sp.
(Figs 1, 3)

MATERIAL EXAMINED. — **Tuamotu Island.** Tikehau atoll, reef outer face, 50-60 m, on *Stylaster* aff. *sanguineus*, 28.VIII.1984, coll. P. Laboute, 1 ♂ cw. (carapace width) 3.3 mm, holotype, (MNHN MP B.25284); 2 ovigerous ♀♀, cl. (carapace length) 4, 6 mm, paratypes (MNHN MP B.25285).

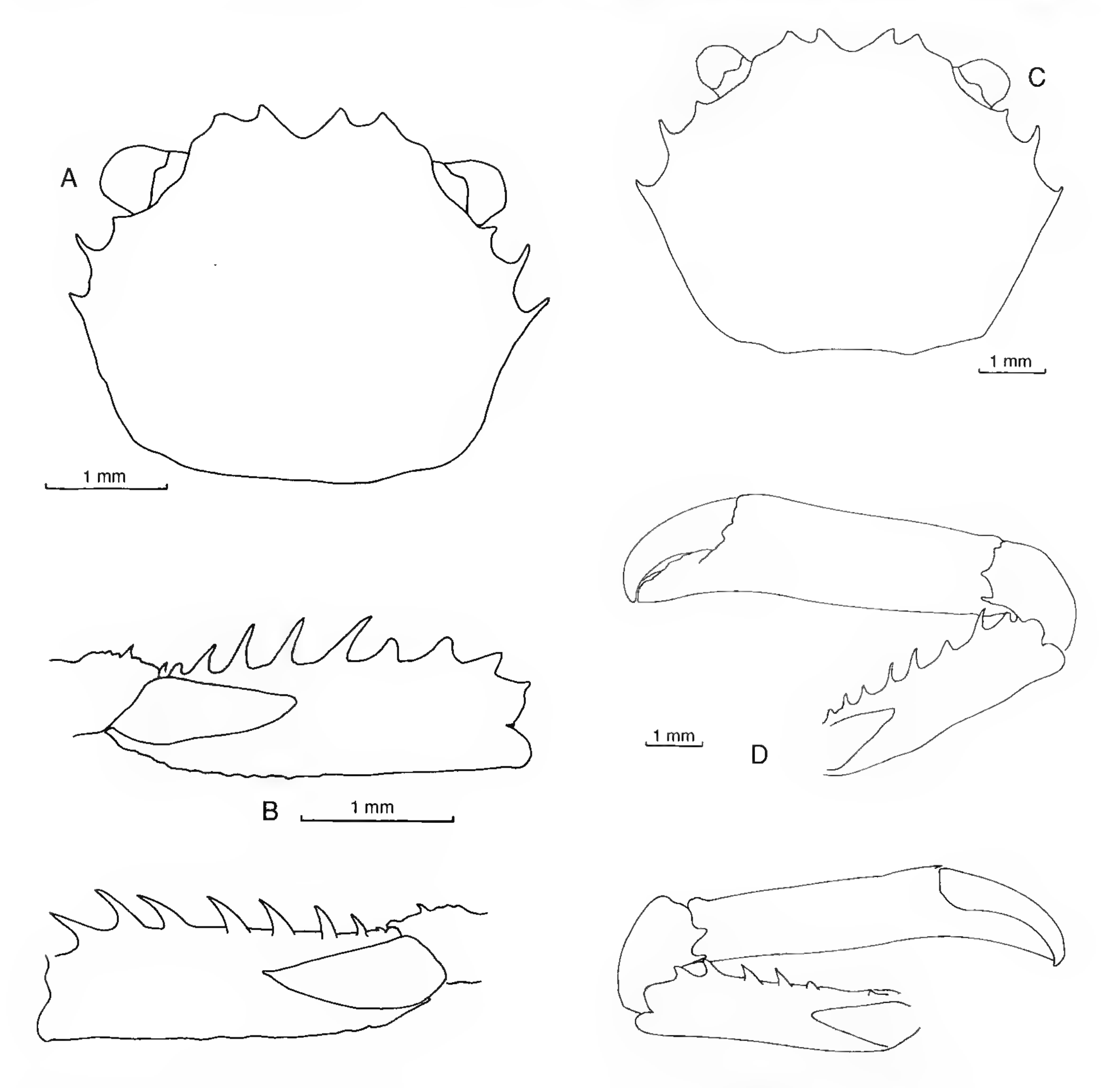


FIG. 1. — *Hexagonalia laboutei* n.sp., **A-B**, holotype ♂, Tikehau. **A**, carapace; **B**, chelipeds; **C-D**, paratype ♀, Tikehau. **C**, carapace; **D**, chelipeds.

Etymology. — Named in honour of Mr. P. Laboute, who collected these specimens and many others for the benefit of science.

Type locality. — Tikehau, Tuamoto Islands, known only from the type locality.

Description

Carapace hexagonal, dorsal surface moderately convex, minutely punctate. Anterolateral margins of carapace oblique, bearing acute, slightly incurved, median, epibranchial teeth. Posterolateral margins longer than anterolateral, sloping diagonally.

Front bilobed, bidentate lobes separated by wide U-shaped emargination. Orbits occupying anterolateral angles. Eye with short stalk, large hemispherical cornea. Lower orbital margin concave, not extending to effaced superior orbital angle. Inferior orbital angle developed into acute tooth, tip visible beyond frontal margin. Postorbital angle acute, projecting outward.

Antennules folding transversely beneath front. Basal antennal segment lying within orbital

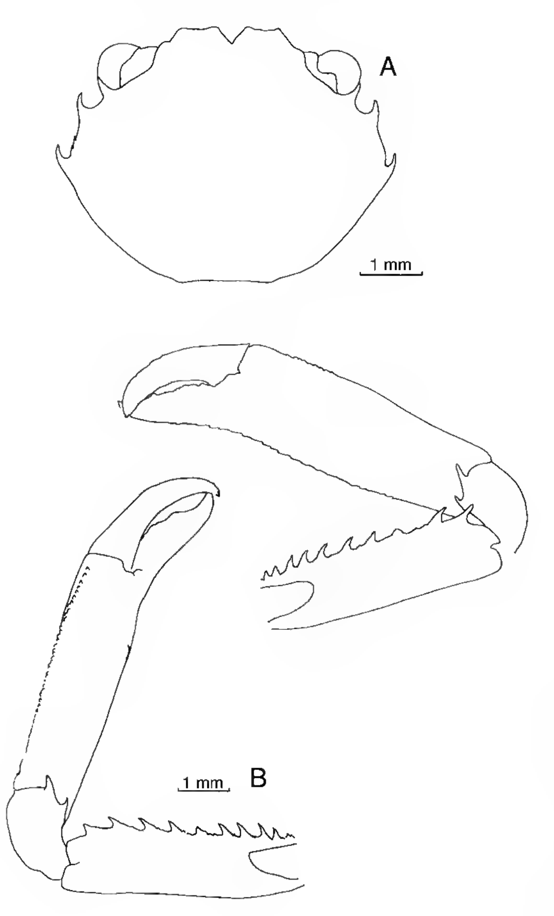


Fig. 2. — *Hexagonalia brucei* (Serène, 1973), holotype ♂, western Indian Ocean. **A**, carapace; **B**, chelipeds.

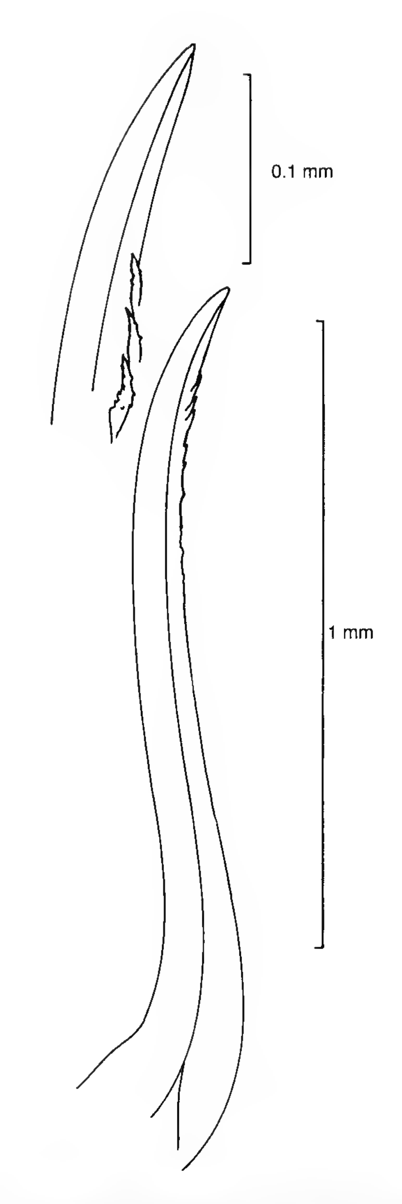


Fig. 3. — *Hexagonalia laboutei* n.sp., holotype ♂, Tikehau. First pleopod.

hiatus. Interantennular septum squat, trapezoid. Anterior margin of buccal frame minutely notched medially, arched at termination of efferent canals. External maxillipeds close-fitting. Exognath of external maxilliped columnar, tapering, not quite extending to distal angle of endognath, small rounded tooth on inner margin. Merus of endognath subquadrate, distal margin medially produced. Internal margins of both ischium and merus fringed with setae. Endognathal palp triarticulate, stocky, setose.

Chelipeds subequal, minutely granulate, sparsely setose. Ischial anterior margin tuberculate, median tubercle most prominent. Merus as long as carapace, with eight curved spines anteriorly, increasing in size distally. Carpus globose, bispinose internally. Chela slender, subcylindrical, somewhat compressed, upper and lower margins indistinctly carinate. Fingers short, inner edge serrate. Ambulatory legs long, slender, setose. Double row of triangular teeth on posterior margin of dactyl, curved spines at their distal bases; strong curved apical tooth; corneous, curved spines distally on anterior surface.

Thoracic sternum oval, first three sternites forming flattened ogival arch. Last abdominal segment much elongated. Male first pleopod slightly sinuous, tapered, with pinnate appendages distally on inner margin.

Colour

Carapace and legs salmon-orange, similar in colour to the stylasterid host (P. Laboute, pers. comm.).

REMARKS

Hexagonalia laboutei may be distinguished by its bidentate frontal lobes separated by a U-shaped emargination, eight spines anteriorly on cheliped merus, and short pinnate appendages distally on male first pleopod. *H. brucei* (Serène, 1973) has its trapezoid frontal lobes separated by a V-shaped emargination (Fig. 2), eleven spines anteriorly on cheliped merus, and long pinnate appendages distally on male first pleopod.

REFERENCES

Galil B. 1986. — *Quadrella* (Brachyura: Xanthoidea: Trapeziidae) - review and revision. *Journal of Crustacean Biology* 6(2): 275-293.

Serène R. 1973. — Observations sur les espèces des genres *Quadrella* Dana, 1851 et *Sphenomerides* Rathbun, 1898 (Decapoda-Brachyura). *Bulletin de la Société zoologique de France* 98 : 191-209.

Submitted for publication on 28 May 1996; accepted on 28 October 1996.

Affinités entre les Hymenosomatidae MacLeay, 1838 et les Inachoididae Dana, 1851 (Crustacea, Decapoda, Brachyura)

Danièle GUINOT
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Bertrand RICHER DE FORGES
ORSTOM, B.P. A5, Nouméa (Nouvelle-Calédonie)

MOTS CLÉS
Hymenosomatoidea,
Hymenosomatidae,
Majoidea,
Inachoididae,
Heterotremata,
pléotelson,
uropodes,
accrochage de l'abdomen,
bouton-pression,
orifice génital mâle coxo-sternal,
squelette,
pleurites,
phylogénie.

RÉSUMÉ
Les auteurs font l'hypothèse que des relations de parenté unissent les Hymenosomatidae MacLeay, 1838, et les Inachoididae Dana, 1851, ce qui redonne vigueur à l'idée ancienne que les « *false spider crabs* » sont plus proches des Majoidea que de tout autre groupe. La famille des Hymenosomatidae (qui compose à elle seule la superfamille des Hymenosomatoidea et dont la position systématique demeure controversée) renferme plus de quatre-vingt-dix espèces réparties en seize genres. Certaines structures sont plus spécialement étudiées, notamment l'abdomen, jamais composé de plus de cinq segments, suite à la formation d'un pléotelson. Les plaques intercalaires de l'abdomen mâle, parfois mobiles, sont homologuées à des uropodes vestigiaux. Il est déduit que les fossettes de l'appareil bouton-pression brachyourien pourraient être les rudiments des uropodes. Avec leur orifice génital mâle coxo-sternal, les Hymenosomatidae seraient des Heterotremata très avancés, et non des Thoracotremata. La famille des Inachoididae Dana, exclusivement américaine, présente de nombreuses apomorphies, notamment l'existence de connexions morphologiques intéressant certaines parties fondamentales du squelette, avec insertion de la carapace dans une gouttière de sertissage et formation de deux piliers verticaux qui marquent la soudure du squelette avec la carapace. Certains points de la classification proposée par Guinot (1977, 1978) sont modifiés. Sont admises dans les Heterotremata, les familles suivantes, à orifice sexuel mâle coxal ou coxo-sternal : Inachoididae, Hymenosomatidae, Goneplacidae, Hexapodidae, Pinnotheridae, Cryptochiridae. Seules quatre familles restent incorporées aux Thoracotemata : Grapsidae, Ocypodidae, Mictyridae et

ABSTRACT

The first part of the present paper concerns the family Hymenosomatidae MacLeay, 1838, the only group of the superfamily Hymenosomatoidea MacLeay, 1838, which includes more than ninety species in sixteen genera. The systematic position of this group has varied considerably according to different authors and remains controversial. The crabs in question are strongly differentiated and present a unique combination of characters within the Brachyura. Their ecological preferences are extremely varied: they are found in both the open sea and brackish zones, as well as in freshwater, where their success is due to surprising modifications, such as strict ovipatity in certain species.

After an historical summary, rhe analysis of the numerous patticularities of the Hymenosomatidae attests to the extreme morphological diversity encountered in structures as fundamental as those of the male and female pleopods, the rostrum and proepistome, and the closure of the buccal ftame. Certain structures are studied in detail: the abdomen, which is never composed of more than five segments (plus the telson), following the constant fusion of the telson with segment 6 (at least), and the formation of a pleotelson; the thoracic sternum, which is considerably enlarged at the level of sternites 4-8 and whose sutures 4/5-7/8 (all completely divided) are confined laterally; and the pterygostomian apertures. The intercalary plates of the male abdomen, which are sometimes mobile in the primitive genera of Hymenosomatidae, are homologous with vestigial uropods. It is deduced that the fossae of the press-button mechanism, involved in the fastening of the abdomen and always belonging to pleomere 6, are themselves the rudiments of uropods. The character states of the male genital orifice ate studied, this structure being regarded as coxo-sternal. The Hymenosomatidae are therefore interpreted as highly advanced Heterotremata and not Thoracotremata. Comparisons are made with other known groups in this context: Ethusinae (Dorippidae), certain Leucosiidae and Goneplacidae.

The constant presence of a furrow encircling the dorsal surface of the carapace, here termed the hymenosomian groove, is considered to be an autapomorphy and leads to questions regarding the limits of the carapace and its relations with the skeleton, notably with the pleurites. If the very unusual characters of the endophragmal skeleton of Hymenosomatidae, particularly dealt with in the case of *Odiomaris*, are present in all genera (as we believe), the monophyly of the group would rest equally on this concordance. The dorso-ventral bipartition of the skeletal system into two equal parts, above and below the junction plate, and the parallel arrangement of the phragmata in the antero-posterior plane from one end of the thorax to the other, ending in a regular, symmetrical partition, are rarely encountered in other Brachyura (autapomorphy). The absence of skeletal phragmata in the median part of the thoracic sternum (except for the sella turcica) allows the sternal wall to be strongly excavated in the female and even to reach the level of the carapacial wall. This explains the formation of an incubation pocket within the cephalothorax of certain species, in which the eggs develop directly into the first stages.

The different states of certain homologous characters (localization of the urinary opening; position of the male genital orifice; reduction in the number of segments of the abdomen in males and females) have been resolved into transformation series. Some preliminary remarks are made on the phylogene-

tic relationships of various genera of Hymenosomatidae. The larval development of the Hymenosomatidae is discussed, being always abbreviated (no more than three zoeal stages) or direct (freshwater forms), with the absence of a true megalopa stage. This places them apart from all other Brachyura.
The second part briefly deals with the morphological characteristics of a family of Majoidea, the Inachoididae Dana, 1851 (type genus *Inachoides* H. Milne Edwards *et* Lucas, 1842), with emphasis on the apomorphies. The Inachoididae are primarily characterized by the existence of morphological connections concerning certain fundamental parts of the skeleton, notably: pleurites almost horizontal; latero-external parts of pleurites extending beyond each side of carapace; insertion of the carapace into the setting gutter, marking the separation between the covered, internal part of the pleurites and their uncovered latero-external part, which is calcified and ornamented in the same way as the dorsal face of the carapace; integration of the first segment of the abdomen with the cephalothorax; absence of a true branchiostegite; endophragmal skeleton with both a dorso-ventral partition and a lateral compartment as in the Hymenosomatidae, but with the additional formation of vertical pillars in the anterior region, which mark the fusion of the skeleton (*i.e.* pleurites) with the internal surface of the carapace, that is an exceptional disposition in Brachyura.
The Hymenosomatidae and Inachoididae are hypothesized to be closely related, giving renewed force to the old idea that the "false spider crabs" are closer to the Majoidea than to any other group. The Hymenosomatidae may represent a derived, highly specialized group relative to the Inachoididae. The differences with the Inachidae emend. (type genus *Inachus* Weber, 1795) are discussed.
In conclusion, certain points of the classification proposed by Guinot (1977, 1978) are modified concerning the various members of the Heterotremata-Thoracotremata assemblage. In addition to the Hymenosomatidae, several families must be transferred to the Heterotremata, namely: Inachoididae, Goneplacidae, Hexapodidae, Pinnotheridae and Cryptochiridae, all having a coxo-sternal male sexual orifice. The only four families remaining within the Thoracotremata are the Grapsidae, Ocypodidae, Mictyridae and Gecarcinidae.

KEY WORDS
Hymenosomatoidea, Hymenosomatidae, Majoidea, Inachoididae, Heterotremata, pleotelson, uropods, locking mechanism of the abdomen, coxo-sternal male genital orifice, skeleton, pleurites, phylogeny.

INTRODUCTION

La famille des Hymenosomatidae MacLeay, 1838 est une famille de crabes hautement différenciés, dénommés « *crown crabs* » ou « *false spider crabs* », et qui présentent un certain nombre de caractères uniques chez les Brachyoures. Sa position systématique, qui a considérablement varié selon les auteurs, est toujours controversée. La plupart des espèces, cryptiques, sont très petites, certaines, comme par exemple *Halicarcinus keijibabai* (Takeda *et* Miyake, 1971), mesurant moins de 2 mm de largeur céphalothoracique. Avec les Cryptochiridae, ils sont parmi les plus petits des Brachyoures (pas plus de 26 mm pour les espèces les plus grandes), la maturité sexuelle pouvant être atteinte vers 1,7 mm, par exemple chez *Neorhynchoplax minima* (Lucas *et* Davie, 1982) ou chez le mâle adulte d'*Halicarcinus orientalis* Sakai, 1932 (Chuang & Ng 1994). À noter, en outre, que la fécondation peut avoir lieu très précocement, avant la mue de puberté, chez la femelle comme chez le mâle (Lucas 1980 : 211), phénomène rare chez les Brachyoures, et que les femelles sont très fréquemment ovigères (*ibid.* : 216).

La famille est représentée par plus de quatre-vingt-dix espèces (liste, *cf.* Ng & Chuang 1996 : 6-7, tabl. 1), et de nombreuses autres restent à décrire. Les espèces sont réparties en seize genres,

chiffre peu élevé étant donné la diversité morphologique rencontrée en ce qui concerne des structures aussi fondamentales que les pléopodes sexuels mâles, l'abdomen mâle et femelle, la présence ou non de rostre et de proépistome, ou la fermeture du cadre buccal. Bon nombre d'espèces ne sont connues que de leur localité-type, et d'autres ne le sont que par quelques signalements. Une révision remarquable des Hymenosomatidae d'Australie, avec une synthèse des connaissances sur la famille, a été faite par Lucas (1980), auteur qui nous servira de référence constante au cours de cette note, tout comme la révision des Hymenosomatidae du Sud-Est Asiatique par Ng & Chuang (1996) qui apporte de multiples nouvelles informations.

Les Hymenosomatidae sont, pour la plupart, des habitants des régions tropicales, subtropicales et tempérées, depuis la mer Rouge jusqu'à l'Afrique du Sud et la Nouvelle-Zélande (Lucas 1980 : 228). Le genre *Halicarcinus* White, 1846 s'étend jusque dans les îles subantarctiques et la région subantarctique du continent américain (Richer de Forges 1977). L'espèce *Neorhynchoplax kempi* (Chopra *et* Das, 1930) a été introduite dans le canal de Panama (Abele 1972). La famille comporte des représentants aussi bien marins qu'euryhalins, franchement limniques et même complètement adaptés à la vie cavernicole. On rencontre *Halicarcinus planatus* (Fabricius, 1775) en pleine mer jusqu'à 500 m de profondeur en Terre de Feu, *H. tongi* Melrose, 1975, à 494 m en Nouvelle-Zélande, *Elamena truncata* (Stimpson, 1858) sur le récif, *Neorhynchoplax aspinifera* (Lucas, 1980) dans la mangrove, de nombreuses espèces dans les eaux saumâtres à des taux de salinité divers, comme *Neorhynchoplax kempi* à la confluence du Tigre et de l'Euphrate. D'autres espèces sont installées dans les eaux douces permanentes, comme *Amarinus lacustris* (Chilton, 1882) dans les lacs de Nouvelle-Zélande et les torrents d'Australie méridionale, ou *Amarinus angelicus* (Holthuis, 1968) dans des marécages de Papouasie-Nouvelle-Guinée à 1600 m d'altitude. *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, 1991 est un troglobie aveugle, confiné dans les grottes d'un réseau souterrain en Indonésie. Certaines espèces supportent de brusques et importantes variations de salinité, telle *Hymenosoma orbiculare* Desmarest, 1825, espèce euryhaline trouvée en mer à 80 m de profondeur, mais aussi dans les estuaires et dans les lacs d'eau douce (ce qui laisse toutefois supposer que plusieurs formes pourraient être mélangées sous le même nom). Cette vaste tolérance, liée à une extrême adaptabilité, est l'une des premières originalités des Hymenosomatidae. Peu d'exemples d'une telle plasticité existent chez d'autres groupes de Crustacés, et, à notre connaissance, peu de familles de Brachyoures offrent une diversité écologique aussi grande. Certes, la famille essentiellement marine des Grapsidae, avec des représentants dulçaquicoles, terrestres, épigés (voire montagnards), hypogés, et même une espèce phytothelme (Guinot 1994), a ses membres non marins qui conservent un faciès général similaire à celui des formes marines et qui sont donc bien identifiables (à l'inverse des Crabes complètement adaptés aux eaux douces, Potamidae et autres, qui n'ont dans la mer ni représentants actuels ni parents reconnaissables). À notre connaissance, la famille des Hymenosomatidae n'a jamais été fractionnée, alors que, sur des critères non pas écologiques mais morphologiques, les Grapsidae sont subdivisés en quatre sous-familles (ou Grapsoidea divisés en quatre familles).
Parmi les Majidae, le taxon Inachoidinae Dana, 1851 (genre-type : *Inachoides* H. Milne Edwards *et* Lucas, 1842) n'a pratiquement jamais été adopté par les carcinologistes. Drach & Guinot (1983 ; *cf.* aussi Guinot 1984) ont réhabilité ce groupement, en l'élevant au rang de famille Inachoididae, et y ont inclus divers genres américains (nord- et sud-américains) de Majoïdea classiquement attribués aux Inachinae (pour la plupart) ou aux Pisinae (*Leurocyclus* Rathbun, 1897). Seul Melo (1996) reconnaît un groupement Inachoidinae aux côtés des cinq autres sous-familles de Majidae généralement reconnues. Selon nous, deux sous-familles autrefois distinguées, Salaciinae Dana, 1851 et Collodinae Stimpson, 1871, et qui n'ont pas non plus été admises par les auteurs, sont synonymes du taxon Inachoidinae.

Dans la présente note, nous passons en revue les

nombreuses particularités des Hymenosomatidae. Nous montrons que leur orifice génital mâle, en fait coxo-sternal, conduit à les exclure des Thoracotremata et à les considérer comme des Heterotremata très avancées. Dans la deuxième partie, nous présentons brièvement les caractéristiques morphologiques de la famille américaine de Majoidea peu reconnue des Inachoididae, en soulignant leurs apomorphies. Puis, après avoir mis en évidence les synapomorphies des deux familles, Hymenosomatidae et Inachoididae, nous tentons d'évaluer leur degré de similitude, afin de déceler les liens de parenté qui les unissent. Nous émettons l'hypothèse que les Hymenosomatidae pourraient représenter, par rapport aux Inachoididae, une branche dérivée et très spécialisée. Les différences par rapport aux Inachidae emend. (genre-type : *Inachus* Weber, 1795) sont ensuite évoquées. Nous sommes enfin amenés à modifier certains points de la classification proposée par Guinot (1977, 1978) en ce qui concerne les divers membres de l'assemblage Heterotremata-Thoracotremata.

Comme il ne s'agit pas d'une révision systématique, nous nous sommes fondés non seulement sur la collection de référence du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), mais aussi, lorsque les taxons n'y étaient pas représentés, sur les données de la littérature.

Les abréviations P1-P5 sont utilisées pour désigner les péréiopodes 1 à 5, P1 pour les chélipèdes, P2-P5 pour les pattes ambulatoires, Mxp1-Mxp3 pour les trois paires de maxillipèdes, Pl pour les pléopodes : Pl1 et Pl2 pour les deux premiers pléopodes sexuels mâles, Pl 6 pour le pléopode 6 de la mégalope. _

Famille HYMENOSOMATIDAE MacLeay, 1838

HISTORIQUE

Les Hymenosomatidae MacLeay, 1838 ont été primitivement rangés parmi les Catométopes, c'est-à-dire parmi les Brachyoures à orifices mâles sternaux, et considérés comme de vrais sternitrêmes. Mais ils ont aussi été fréquemment placés au voisinage des Majidae (plus précisément des Inachinae), en raison de l'apparence de « *spider crabs* » que leur confèrent une carapace souvent triangulaire, des pattes allongées et grêles, parfois un rostre, et encore d'autres traits qui seront passés plus loin en revue. C'est pourquoi Hymenosomatidae et Majidae ont longtemps composé, avec les Parthenopidae, le vaste groupe des Oxyrhyncha MacLeay, 1838. En réalité, peu de familles de Brachyoures ont connu de tels changements d'attribution et suscité autant d'interrogations sur leurs affinités. La raison en est que les auteurs n'ont cessé de pencher pour l'une ou l'autre hypothèse, selon qu'ils accordaient plus d'importance à la localisation manifestement sternale des orifices mâles (les Hymenosomatidae sont alors des Catométopes, par exemple proches des Pinnotheridae) qu'aux autres caractères (les Hymenosomatidae sont alors des Cyclométopes, proches des Majidae). La réponse à la question : quelle est exactement la disposition des orifices mâles ? devrait permettre de résoudre ce dilemme.

En décrivant le genre *Hymenosoma*, Desmarest (1825 : 163) le range dans une section où l'abdomen est composé de cinq segments chez le mâle et de quatre articles chez la femelle, section qu'il rattache aux Triangulaires Latreille, 1803. H. Milne Edwards (1837 : 28, 29, 33, 35) place le genre *Hymenosoma* Desmarest dans les Catométopes au sein de la tribu des Pinnothériens, en raison de l'emplacement des orifices génitaux mâles sur le sternum, « au lieu d'être situés comme d'ordinaire sur l'article basilaire des pattes postérieures ». Mais, en établissant le genre *Elamena*, dont il n'a pu vérifier la disposition mâle, ce même auteur fait remarquer ses ressemblances avec les « Inachoïdiens ». MacLeay (1838 : 68) ne maintient pas *Hymenosoma* dans les « *triangular crabs* » de Latreille (1803) (qui, pour une part, deviennent les Inachina MacLeay) et crée la famille des Hymenosomidae qu'il attribue aux Pinnotherina, mais il remarque (*ibid.* : 55) « *from the Pinnotherina we return to the Inachina by means of* Elamene ».

De Haan (1839 : 75) attribue l'espèce *Ocypode* (*Elamene*) *unguiformis* aux Majacea. Lors de la création du genre *Halicarcinus*, White (1846 : 178) le situe dans les Mictyridae. En établissant le genre *Hymenicus*, Dana (1851b : 253 ; 1852 :

379, 384) crée pour celui-ci, ainsi que pour *Hymenosoma* et *Halicarcinus*, le vocable Hymenicinae, sous-famille des Pinnotheridae. Ce nom et ce placement seront repris par Targioni Tozzetti (1877 : 169). H. Milne Edwards (1852 : 103, 187) préfère isoler une tribu spéciale, les Hymenosominae, « qui établit, à certains égards, le passage entre les Ocypodiens ordinaires et les Homoliens », mais il en rappelle les ressemblances avec les Inachides. Pour Stimpson (1858 : 109), les Hymenosomidae forment une famille, incluse dans les Ocypodoidea, au voisinage des Pinnotheridae. Haswell (1882 : 114) range les Hymenicinae dans les Pinnotheridae. De même, Miers (1886 : 275) rattache la sous-famille des Hymenosominae aux Catometopa (ou Ocypodiidea) et, plus précisément, à la famille des Pinnotheridae. Cette démarche sera adoptée par Hodgson (1902), Hutton (1904) et Baker (1906), qui n'attribuent pas un statut familial ou sous-familial aux Hymenosomatidae et incluent tout simplement les genres étudiés dans les Pinnothériens.

Pour Ortmann (1893 : 30), la localisation sternale des orifice mâles, rencontrée par ailleurs chez les Leucosiidae, n'est pas essentielle, et il attribue ses Hymenosomidae non aux Catométopes de H. Milne Edwards mais aux Majoidea typica (à leur sommet, « *an die Spitze der Majoidea typica* »), en les opposant aux Inachidae. Ortmann (1896 : 416, 441, 442) assigne sept familles aux Majoidea, avec la mention que les Hymenosomatidae y représentent peut-être un « groupe aberrant ». Alcock (1900 : 280, 285, 291, 385) sépare sa famille des Hymenosomidae des Pinnotheridae mais, suivant H. Milne Edwards, il la laisse dans les Catometopa.

C'est Stebbing (1905) qui corrige l'appellation Hymenosomidae en Hymenosomatidae (voir aussi Code International de Nomenclature Zoologique 1964 : 129).

Faisant bien remarquer que l'emplacement sternal des ouvertures mâles est contrebalancée par une série de caractères d'Oxyrhyncha, plus spécialement de Majidae, Tesch (1918 : 3) ne tranche pas. Gordon (1940 : 60) et, plus tard, Stevcic (1974 : 247) soulignent le profond désaccord des carcinologistes face à l'énigme que posent les Hymenosomatidae.

Généralement, depuis le début du siècle, la plupart des auteurs pencheront pour le rapprochement des Hymenosomatidae avec les Majidae, dans les Oxyrhyncha : Borradaile (1903 : 682, 684 ; 1907 : 480), Calman (1909 : 316), Rathbun (1925 : 9, 561), Hale (1927 : 115), Sakai (1938 : 193, 194 ; 1976 : 145), Stephensen (1945 : 96, 217), Barnard (1950 : 11, 67), Monod (1956 : 466, 467), Balss (1957 : 1618, 1632), Garth (1958 : 29, 30), Balss & Gruner (1961 : 1815, 1819), Kim (1973 : 506), Manning & Holthuis (1981 : 251), Abele & Felgenhauer (1982 : 321), Abele (1983 : xxiii), Dai & Yang (1991 : 114), Tirmizi & Kazmi (1991 : 110).

L'attribution des Hymenosomatidae aux Majidae typiques a été remise en question par Richer de Forges (1977 : 72) en raison de la position apparemment sternale des orifices génitaux mâles. Pour la même raison ils sont rattachés aux Thoracotremata par Guinot (1977 : 1050 ; 1978 : 284 ; 1979a), mais élevés au rang de superfamille, Hymenosomatoidea, en raison de leurs très nombreuses apomorphies. Stevcic & Gore (1981 : 11) rejettent les Oxyrhyncha comme groupe naturel et éloignent les Hymenosomatoidea des Majidae pour les rapprocher des Crabes catométopes. McLay (1988), qui donne des informations détaillées sur les nombreuses formes de Nouvelle-Zélande, les attribue aux Thoracotremata, tout comme Schram (1986 : 308) qui, dans sa classification des Crustacés, conserve aux Hymenosomatidae le rang de famille. En revanche, Bowman & Abele (1982 : 84) retiennent la superfamille Hymenosomatoidea au sein de la section Oxyrhyncha.

Ni Melrose (1975) dans sa revue détaillée des Hymenosomatidae de Nouvelle-Zélande, ni Lucas (1980 : 152) dans sa révision des Hymenosomatidae d'Australie ne formulent d'hypothèses quant à la phylogénie de la famille. Pas davantage Lucas & Davie (1982), Ng (1988 ; 1991), Chuang & Ng (1991), Ng & Chuang (1996), Ng & Richer de Forges (1996), Davie & Richer de Forges (1996).

ÉLÉMENTS DE MORPHOLOGIE

Revue non exhaustive des principales caractéristiques morphologiques des Hymenosomatidae.

Corps
Le corps est de très petite taille, très peu épais, souvent aplati dorso-ventralement, parfois presque lamelleux, la forme variant de circulaire-subrectangulaire-polygonale à triangulaire. La cuticule est généralement très mince, faiblement calcifiée, d'où un crabe extrêmement léger, parfois transparent, seules les mandibules paraissant fortement chitinisées. Le branchiostégite, parfois vertical (Lucas & Davie 1982 : 414), est en général très diminué, ce qui réduit la capacité de la chambre branchiale et le nombre des branchies.

Carapace
La face dorsale est plate, parfois en creux, par exemple chez *Micas falcipes* Ng *et* Richer de Forges, 1996. La surface est généralement lisse, non tuberculée, sauf exceptionnellement comme par exemple chez *Neorhynchoplax tuberculata* (Chopra *et* Das, 1930).
Une caractéristique essentielle (autapomorphie) des Hymenosomatidae est la présence d'un sillon très net qui encercle toute la face dorsale de la carapace, sauf parfois au niveau du rostre. Nous donnerons à ce sillon le nom de « rainure hyménosomienne » (Fig. 1A).
Les Hymenosomatidae se départagent en deux grandes catégories selon que ce sillon est entier sur son pourtour ou interrompu au niveau du front. Soit la face dorsale est séparée du rostre par le sillon (très nombreux cas), soit il y a continuité entre le rostre et la face dorsale de la carapace (par exemple chez le genre *Trigonoplax* H. Milne Edwards, 1853 ; *Elamena* spp.).

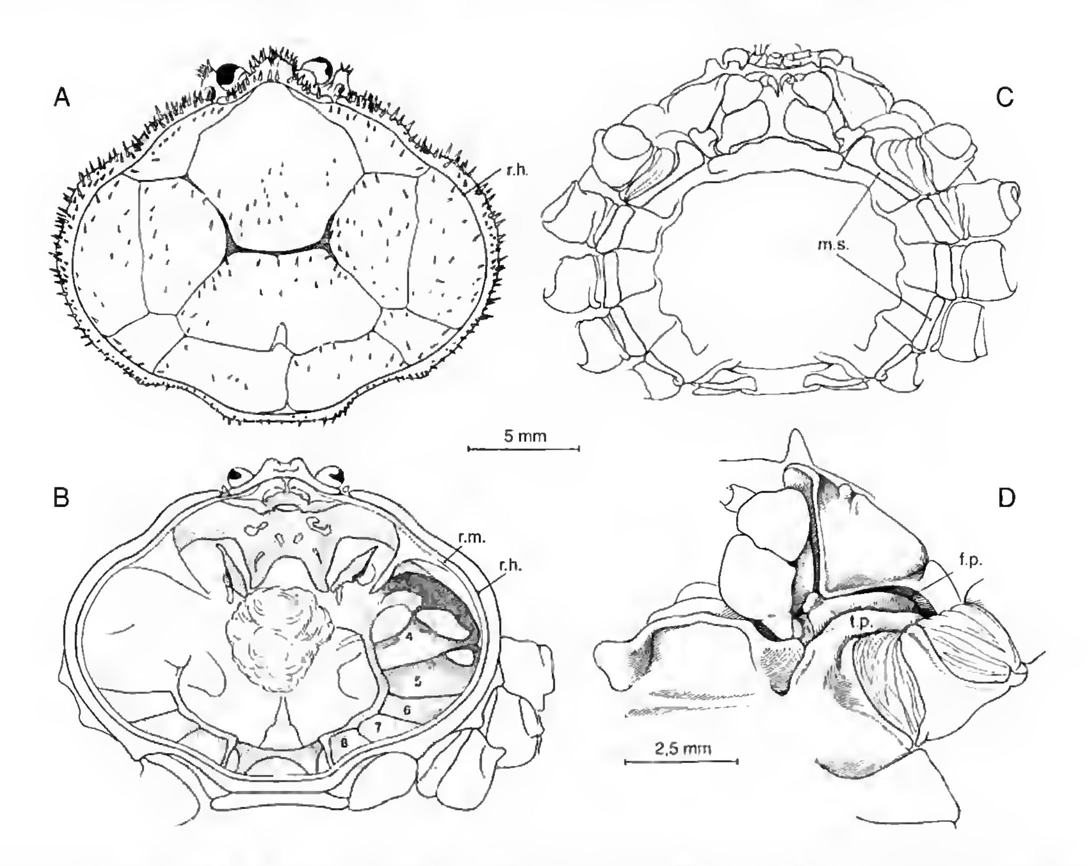


FIG. 1. — Hymenosomatidae. **A-C**, *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards) : **A**, carapace, face dorsale ; **B**, *idem*, après enlèvement (à droite) de la partie délimitée intérieurement par la rainure hyménosomienne ; **C**, ♀, face ventrale, sans l'abdomen. **D**, *Amarinus* sp., région ptérygostomienne et Mxp3 (pilosité non représentée). **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **m.s.**, muraille sternale ; **r.h.**, rainure hyménosomienne ; **r.m.**, rebord membraneux de la carapace ; **t.p.**, trabécule sterno-ptérygostomienne ; **4-8**, pleurites 4 à 8.

Sur les flancs de la carapace, extérieurement à la « rainure hyménosomienne » prend place une zone plus ou moins large, variant de rectiligne à renflée, soit inerme, soit munie d'une ou de plusieurs dents (*Neorhynchoplax dentata* Ng, 1995), soit surmontée d'une forte crête se projetant dorsalement [*Neorhynchoplax introversa* (Kemp, 1917) ; *cf.* Lucas 1980 : 161]. Dans les cas où le corps est épaissi latéralement au-delà de la rainure, par exemple chez *Halicarcinus whitei* (Miers 1876), Melrose (1975 : 73) parle de « *true rim* » et de « *false rim* ».

À la dissection, nous avons observé, par exemple chez *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards, 1873) (Fig. 1B), que la partie dorsale de la carapace limitée intérieurement par la « rainure hyménosomienne » se sépare très facilement et d'un seul bloc, comme un couvercle. Après suppression de cette partie dorsale, la « rainure hyménosomienne » est encore longée du côté interne par un petit rebord membraneux ; extérieurement demeure en place un reste de squelette externe, à cuticule ornementée, qui parvient jusqu'aux coxae des péréiopodes. Après leur mise à nu, les pleurites apparaissent globalement horizontaux : vers l'avant, ils sont seulement un peu en contrebas et vers l'arrière ils remontent doucement, de sorte que les pleurites correspondant à P4 et surtout à P5 affleurent au niveau de la rainure (Fig. 2C, E).

Les Hymenosomatidae sont immédiatement reconnaissables aux sillons particuliers (Fig. 1A) qui subdivisent la face dorsale de la carapace (Lucas 1980 : 154) et qui n'ont pas d'équivalent chez les autres Brachyoures. Mais ces sillons sont variables par leur nombre, leur disposition, leur implantation plus ou moins profonde. Ils peuvent être très développés, circonscrivant des aires multiples sur la face dorsale (*Odiomaris* spp., *Hymenicoides* spp., *Elamenopsis* spp.), ou réduits et incomplets (*Elamena sundaica* Ng *et* Chuang, 1996 ; *Halicarcinus* spp.), voire absents (*E. mendosa* Chuang *et* Ng, 1991 ; *Elamena magna* Ng *et* Chuang, 1996).

En général, la diagnose des Hymenosomatidae indique l'absence de soies en crochet analogues à celles qui caractérisent nombre de Majidae (Lucas 1980 : 151). Mais de telles soies incurvées et plumeuses pourraient exister chez de rares espèces (Melrose 1975 : 7). Ng & Chuang (1996 : 17) signalent par exemple leur existence dans le genre *Crustaenia* Ng *et* Chuang, 1996, chez *C. palawanensis* (Serène, 1971). Bien que, selon les auteurs, les Hymenosomatidae ne se décorent pas eux-mêmes, des particules de sable, des algues ou divers petits organismes peuvent être retenus sur la carapace et servir de camouflage. Melrose (1975 : 7) indique que des algues peuvent être portées par les pattes postérieures, à la manière du comportement des Dromies.

Rostre

Le rostre est soit absent (*Hymenicoides* Kemp, 1917 ; *Cancrocaeca* Ng, 1991), soit formé d'une seule avancée, tronquée, arrondie ou triangulaire, soit divisé en trois lobes ou épines qui, selon les espèces, sont de longueur variable et peuvent être ou non soudées par leur base (Fig. 3A-E).

Épistome

L'épistome (Fig. 3A-E) est généralement très développé, en largeur et parfois aussi en hauteur (*Trigonoplax*, *cf.* Gordon 1940, fig. 1e), mais il peut être aussi très réduit, voire absent (Lucas 1980 : 168, tabl. 1). Dans le genre *Hymenosoma* Desmarest, 1825 l'épistome est très réduit chez *H. depressa* Jacquinot, absent chez *H. orbiculare* Desmarest (Fig. 3B) et *H. hodgkini* Lucas.

Orbites et yeux

Les orbites sont absentes ou très incomplètes. Les yeux sont exposés, libres sous le front, faiblement rétractiles. L'œil, c'est-à-dire tout le pédoncule oculaire, et même l'orbite en tant que telle ont complètement disparu dans le genre cavernicole *Cancrocaeca* Ng.

Antennules

Les fossettes antennulaires sont peu délimitées, peu profondes. Les antennules sont complètement ou plus ou moins exposées en vue dorsale (Fig. 3A-E).

Antennes

Il n'y a pas de fossettes antennaires et les antennes sont étendues vers l'avant. Le segment basal est soudé à l'épistome, de sorte que l'article urinaire est souvent noyé au sein de celui-ci

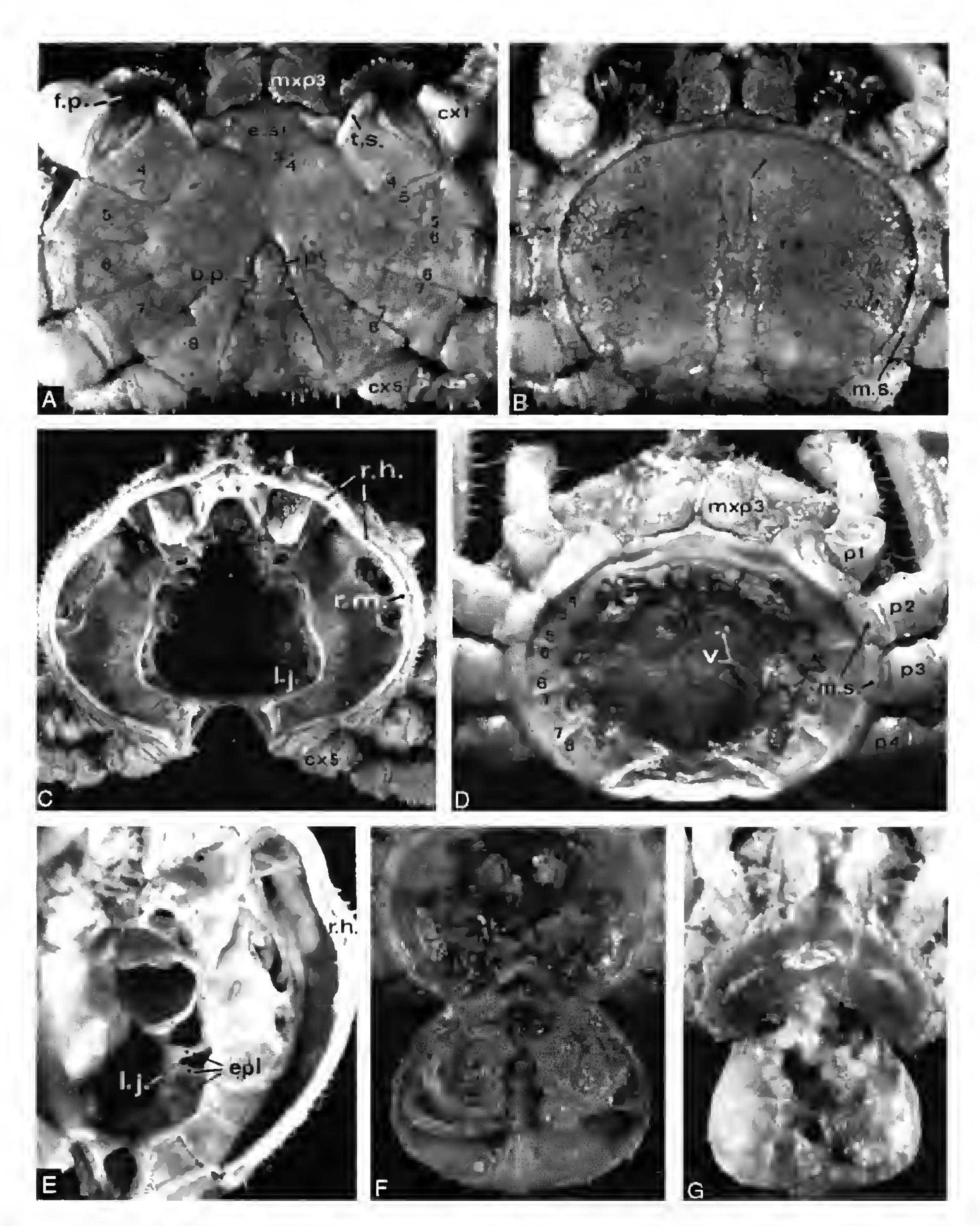


Fig. 2. — Hymenosomatidae. **A-F**, *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards) : **A**, ♂, face ventrale ; **B**, ♀, face ventrale ; **C**, région pleurale, après enlèvement de la face dorsale de la carapace ; **D**, ♀, face ventrale sans l'abdomen ; **E**, région pleurale à un plus fort grossissement et en vue oblique ; **F**, ♀ ovigère avec ses œufs enveloppés dans un repli membraneux ; **G**, *Neorhynchoplax* sp., ♀ ovigère avec ses très gros œufs. **b.p.**, appareil bouton-pression de l'abdomen ; **cx1**, **cx5**, coxa de P1, de P5 ; **epl**, endopleurites ; **e.st.**, écusson sternal (sternites 1-3) ; **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **l.j.**, lame de jonction ; **mxp3**, maxillipèdes externes ; **m.s.**, muraille sternale ; **p1-p4**, péréiopodes P1-P4 ; **pt**, pléotelson (segment 6 + telson) ; **r.h.**, rainure hyménosomienne ; **r.m.**, rebord membraneux de la carapace ; **t.s.**, trabécule sterno-ptérygostomienne ; **v**, vulves ; **4-8**, sternites thoraciques 4-8 ; **3/4-7/8**, sutures sternales thoraciques 3/4 à 7/8.

(Fig. 3C-E), devenant parfois difficile à discerner chez les formes à épistome allongé comme *Trigonoplax* (Gordon 1940, fig. 1e). Font exception les espèces à épistome réduit ou absent, chez lesquelles l'orifice urinaire est situé à la base du segment basal antennaire (Lucas 1980 : 168), telles que *Hymenosoma depressa* Jacquinot, 1853 (épistome très réduit) (Fig. 3B) ou *Hymenicoides carteri* Kemp, 1917 (Fig. 3A).

Cadre buccal
Il est délimité ou non par une crête (Fig. 3A-E). Une crête forte existe chez *Hymenicoides* Kemp, 1917, où, cependant, les Mxp3 sont pédiformes.

Ptérygostome
Le ptérygostome est réuni au sternum thoracique : en avant de la coxa des chélipèdes, le dernier sternite 4 s'allonge latéralement en une avancée (trabécule sterno-ptérygostomienne) qui vient se réunir au rebord ptérygostomien (Figs 1D, 2A). L'orifice de Milne Edwards (cf. *infra*) est, de ce fait, isolé de la cavité arthrodiale du chélipède.

Orifices de Milne Edwards ou *orifices afférents*
(H. Milne Edwards 1834 : 252)
Puisque le bord ptérygostomien est réuni au sternum thoracique, les orifices de Milne Edwards occupent, non pas la base des chélipèdes, mais une fente ovalaire du ptérygostome (Figs 1D, 2A, 3A-E). Les fentes ptérygostomiennes sont incurvées et très vastes, s'avançant en avant de la coxa des chélipèdes ; elles sont frangées de longues soies qui serviront de filtre. La fente, remplie par la coxa et par l'épipodite très développé des Mxp3, est généralement largement ouverte. Cependant, dans le genre *Trigonoplax* (non examiné), l'orifice de Milne Edwards serait en partie fermé par suite de la fusion latéro-distale des bords de la fente (Lucas 1980 : 154, fig. 5F).

Mxp3
Comme d'autres structures du corps chez les Hymenosomatidae, les maxillipèdes externes (Fig. 3A-E) montrent une grande variété de formes. Ils varient d'allongés-étroits-couvrant une faible partie du cadre buccal (Mxp3 pédiformes à subpédiformes) à courts-larges-couvrant plus ou moins complètement le cadre buccal (Mxp3 operculiformes). L'ischion et le mérus ont donc des proportions différentes selon les genres ; le palpe peut être développé, parfois avec un très long dactyle comme dans le genre *Hymenicoides* (Fig. 1A), ou au contraire se réduire. L'exopodite porte un flagelle plus ou moins développé, orienté de façon variable, parfois complètement dirigé vers l'avant (*Hymenosoma*, Fig. 1B).

Plastron sternal
Au niveau des sternites 1-3 (la suture sternale 3/4 est souvent présente), le plastron sternal forme un écusson, qui s'avance plus ou moins profondément entre les Mxp3. Chez les genres primitifs, par exemple *Cancrocaeca* et *Hymenicoides*, il est très étroit et avancé ; chez *Odiomaris* (Figs 1D, 2A) il est encore prononcé ; ailleurs il se réduit. Chez tous les Hymenosomatidae, le sternum thoracique est considérablement élargi au niveau des sternites 4-8. Souvent très courtes, les sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8 sont séparées par un large espace, donc complètement interrompues (Fig. 2A). Le confinement des sutures aux parties latérales du plastron, lequel apparaît indivis dans la partie médiane, correspond à l'absence de phragmes squelettiques dans toute la région centrale du sternum thoracique (Figs 2C, E, 6F). Antérieurement aux chélipèdes, il y a jonction du plastron sternal au bord ptérygostomien (trabécule sterno-ptérygostomienne) et donc clôture (sauf rares exceptions) de l'orifice de Milne Edwards (Figs 1D, 2A).

Chez le mâle, le plastron est entaillé par une cavité sterno-abdominale généralement très réduite en longueur, parfois peu excavée (*Cancrocaeca*), plus souvent étroite et profonde (Figs 2A, 6A). Au contraire, chez la femelle (Figs 1C, 2B, D, F, G), c'est la plus grande partie du sternum qui se creuse pour former une cavité incubatrice, parfois avec des dispositifs particuliers (cf. *infra*).
Chez les Hymenosomatidae, les crochets de l'appareil bouton-pression se situent dans une partie indivise du sternum thoracique. Lorsque la cavité sterno-abdominale est très courte, comme chez *Odiomaris pilosus* (Fig. 6A), il sont placés postérieurement, ce qui n'indique pas leur appar-

tenance au sternite 5. Selon leur emplacement sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, parfois sur une paroi très inclinée, leur intégration au métamère 5 est plus ou moins évidente (Guinot 1979a : 110, 149, fig. 30A, pl. 20, fig. 8, pl. 23, fig. 6).

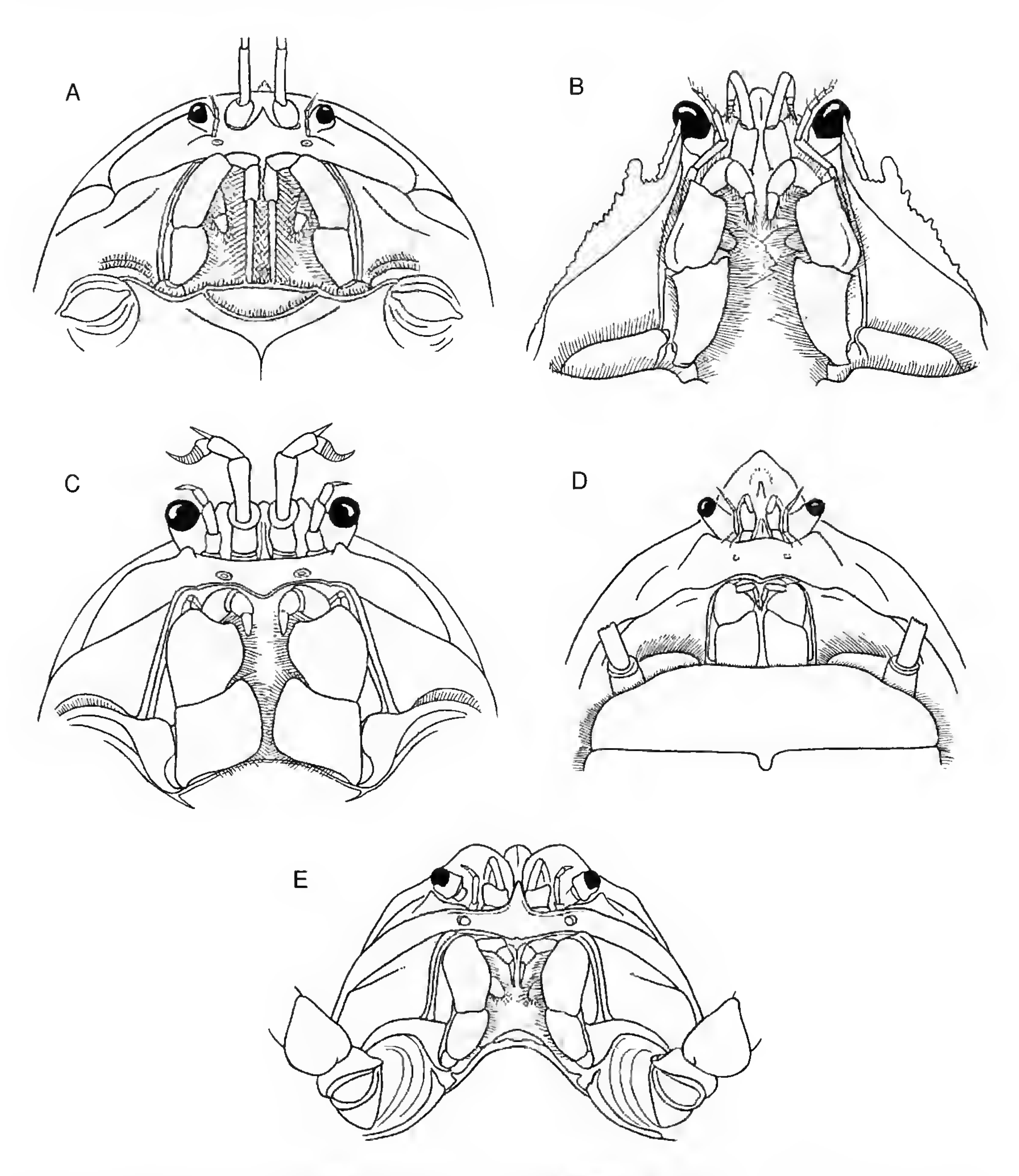


Fig. 3. — Mxp3 et fente ptérygostomienne chez les Hymenosomatidae. **A**, *Hymenicoides carteri* Kemp ; **B**, *Hymenosoma orbiculare* Desmarest ; **C**, *Halicarcinus planatus* (Fabricius) ; **D**, *Elamena xavieri* Kemp ; **E**, *Neorhynchoplax demeloi* (Kemp). (D'après Kemp 1917, respectivement figs 16, 1, 2, 25, 7).

Abdomen mâle
Chez tous les représentants connus de la famille des Hymenosomatidae, l'abdomen mâle (Fig. 2A), comme l'abdomen femelle (Fig. 2B), possède un nombre d'éléments qui n'est pas supérieur à six. Les carcinologistes ont diversement interprété le plan de base de l'abdomen :

1. Six segments originaux et telson « normal », avec une fusion segmentaire affectant les pléomères précédents.
2. Six segments au total, le telson étant plus ou moins implicitement assimilé au segment 6.
3. Par suite d'une constante soudure terminale (segment 6 soudé au telson), abdomen composé de six éléments maximum, avec, souvent en plus, des fusions affectant divers autres pléomères.

C'est pourquoi, dans la littérature, la numérotation des segments n'est pas uniforme pour une même espèce, avec non-homologie entre les segments dits fusionnés. L'interprétation formulée ici, qui correspond à la troisième hypothèse, se fonde en partie sur nos propres observations, mais aussi sur les données des auteurs ayant eu à leur disposition de nombreuses espèces. Nous avons reproduit les dessins de divers carcinologistes, notamment Lucas (1980) et Ng & Chuang (1996), avec la réserve qu'il est parfois difficile d'identifier les pléomères fusionnés, surtout chez des formes de très petite taille et peu calcifiées, et que toute interprétation est sujette à caution.
Guinot (1979a : 110, 149, fig. 30A, pl. 20, fig. 8) a déjà tenté d'apporter des preuves à l'appui de l'hypothèse (déjà envisagée par Targioni Tozzetti 1877 : 181 ; Lucas 1980) selon laquelle le segment abdominal 6 est réuni au telson chez les Hymenosomatidae. Ce dernier élément du corps est ici assimilé à un pléotelson (segment 6 + telson). Même si l'emplacement d'une telle fusion est inhabituel chez les Crabes, la soudure du segment abdominal 6 avec le telson nous apparaît aujourd'hui avec une pleine évidence. Réalisée chez tous les représentants de la famille, à la morphologie par ailleurs très diverse et aux préférences écologiques extrêmement différentes, la fusion constante des deux derniers éléments de l'abdomen aboutissant à la formation d'un pléotelson apparaît comme une synapomorphie majeure dans la famille des Hymenosomatidae. Une nouvelle nomenclature des parties de l'abdomen permettra d'éviter toute confusion pour leur désignation.
La formation d'un pléotelson est un processus rencontré parfois chez les Crustacés. Rappelons que le segment originel 7 a disparu chez presque tous les Malacostracés et que le telson n'a pas valeur de métamère. Chez certains Malacostracés (par exemple *Astacus* Pallas 1772, où l'on distingue en effet deux zones dans l'élément terminal), Gruner (1993) dénomme pléotelson « simple » le résultat de la fusion du pléomère 7 et du telson, les uropodes formant avec le pléotelson un éventail caudal. On peut se demander si le telson très allongé, qui constitue l'état plésiomorphe chez les Crabes (Homolodromiidae par exemple), ne correspondrait pas au segment originel 7 soudé au telson et disparu partout ailleurs (Guinot 1995). Néanmoins, aucune trace discernable de deux éléments ou de suture n'existe, contrairement à *Astacus*.
À ce pléotelson peuvent se rattacher d'autres pléomères, jusqu'à aboutir finalement à la fusion de tous les pléomères abdominaux en un pléotelson unique (Isopodes, Tanaïdacés).
Chez les Brachyoures, l'abdomen mâle est dans la plupart des cas nettement segmenté, mais le segment originel 7 a toujours complètement disparu, d'où un abdomen typiquement composé de 6 segments + le telson. Quand il y a des fusions, elles intéressent le plus souvent les pléomères 3-4, parfois 3-5. Même dans les rares groupes de Crabes où l'on peut constater la réunion du segment 6 et du telson, il n'est jamais fait mention de pléotelson. Pourtant, un pléotelson « simple » (ici, chez les Crabes, il s'agit de la réunion du segment 6 et du telson) caractérise presque tous les Majoidea de la famille des Inachidae et tous les Inachoididae (cf. *infra*).
Un pléotelson avancé existe, parmi les Podotremata, chez certains Cyclodorippoidea ainsi que, parmi les Heterotremata, chez divers genres et espèces de Pinnotheridae (cf. *infra*).
La tendance à la réduction du nombre de segments abdominaux se manifeste dans les deux sexes chez divers Cyclodorippoidea. On observe, en plus des cas de pléotelson « simple » (telson soudé au seul segment 6), des cas de pléotelson

auquel se fusionne le segment 5, par exemple chez le mâle de *Ketamia handoki* Tavares, 1993 (*cf.* Fig. 5J), ou de *Lonchodactylus messingi* Tavares *et* Lemaitre, 1996. Chez la femelle cyclodorippoïdienne, le pléotelson peut être long (*Xeinostoma eucheir* Stebbing) ou former une large calotte semi-elliptique (*Cyclodorippe antennaria* A. Milne Edwards, 1880, *cf.* Tavares 1992, fig. 2C, E).

Chez les Pinnotheridae, l'abdomen mâle comprend, en arrière du telson, soit les six segments de base, soit un nombre plus réduit. Dans la révision du genre *Fabia* Dana, 1851, Campos (1996 : 1160, 1165, 1173) note que le genre se caractérise chez le mâle par « *two or more fused abdominal somites* ». Chez *F. subquadrata* Dana, 1851, seuls les segments 2-4 sont fusionnés et il n'y a pas de pléotelson. En revanche, chez *F. emiliai* (Melo, 1971) et *F. carvachoi* Campos, 1996 (Fig. 5K), la soudure du segment 6 au telson aboutit à la formation d'un pléotelson simple. Un pléotelson plus avancé, par soudure des segments 5-6 au telson mais avec sutures de démarcation encore décelables, est présenté par *F. tellinae* Cobb, 1973 (Fig. 5L).

Parmi les Brachyoures, c'est dans la famille des Hymenosomatidae que se rencontrent les cas les plus extrêmes de réduction segmentaire de l'abdomen.

Chez les Hymenosomatidae, les arguments en faveur de l'hypothèse « segment 6 soudé au telson » sont les suivants :

1. Trace de la fusion du segment abdominal 6 et du telson. Une trace de suture entre ces deux éléments originels a été très rarement mentionnée dans la littérature, mais cependant quelques espèces présentent cette condition plésiomorphe. Une légère trace de la fusion se rencontre chez *Halicarcinus whitei* (Miers, 1876), figurée par Melrose (1975 : 74, fig. 33D) qui signale « *a remnant of the suture cutting off the seventh segment* » (Fig. 4A). Entre le segment 6 et le telson, une faible trace se distingue sur l'abdomen d'un individu mâle immature d'*Halimena aotearoa* Melrose (1975, fig. 54I). Ces cas semblent exceptionnels et l'on peut dire que, chez l'ensemble des Hymenosomatidae, toute trace de la liaison segmentaire entre le dernier segment et le telson a disparu.

Il existe des cas de pléotelson composé de plus d'un pléomère, par exemple quand le pléomère 5 se fusionne au segment 6 et s'intègre au pléotelson. Chez *Elamena globosa* Chuang *et* Ng, 1991 (*cf.* Ng & Chuang 1996, fig. 8D), une trace de suture serait encore visible entre le segment 5 et le pléotelson, indication d'une fusion des trois éléments terminaux de l'abdomen (Fig. 5A) (Ng comm. pers.). L'abdomen mâle d'*E. mendosa* Chuang *et* Ng, 1991, peut s'interpréter avec le pléomère 5 complètement soudé au pléotelson, sans liaison segmentaire visible (cf. *infra* et Fig. 5B).

Une fusion peut intéresser un nombre plus élevé de pléomères, le pléotelson se fusionnant par exemple avec l'unité composée des segments 3-5. La suture délimitant le pléotelson peut être encore distincte, par exemple chez *Neorhynchoplax minima* (Lucas *et* Davie, 1982) (Fig. 5H) et chez *N. thorsbornei* (Lucas *et* Davie, 1982 : 406) [corrigé en *thorsborneorum*, *cf.* Ng & Chuang 1996 : 19]. Dans leur nouveau genre *Crustaenia*, chez *C. palawanensis* (Serène, 1971), Ng & Chuang (1996 : 17, fig. 6H) signalent le cas similaire d'un abdomen mâle composé de trois éléments seulement, avec les pléomères 3-5 soudés au telson, ou plutôt (selon notre interprétation) au pléotelson : les traces de fusion sont à peine discernables (Fig. 5I) (à noter que chez la femelle de *Crustaenia*, ce sont les pléomères 2-5 qui sont fusionnés en une large calotte discoïde, Fig. 7D, cf. *infra*).

2. L'emplacement des pléopodes chez la femelle. Chez la plupart des Brachyoures, le segment abdominal 1 est dépourvu de pléopodes tandis que les segments suivants 2-5 portent chacun une paire de pléopodes biramée, le segment 6 étant normalement dépourvu de pléopodes (pas d'uropodes). Chez les genres d'Hymenosomatidae à segments abdominaux non fusionnés, par exemple *Elamena vesca* Ng *et* Richer de Forges, 1996 (Fig. 7A), nous observons que la quatrième paire de pléopodes s'articule tout juste en arrière de l'élément terminal. Ce dernier doit donc être interprété comme résultant de la fusion du segment 6 avec le telson, et il y a bien un

pléotelson qui fait suite au segment 5.
Chez les genres d'Hymenosomatidae où, en plus du pléotelson, une coalescence intéresse d'autres segments abdominaux, la paire 5 de pléopodes ovifères vient s'articuler sur une large calotte indivise de l'abdomen, toujours en arrière du pléotelson, par exemple chez la femelle de *Micas minutus* Ng *et* Richer de Forges, 1996 et de *M. falcipes* Ng *et* Richer de Forges, 1996 (Fig. 7C).

3. L'emplacement des fossettes de l'appareil bouton-pression pour l'accrochage de l'abdomen. Guinot (1979a : 110, 149, fig. 30A, pl. 20, fig. 8, pl. 23, fig. 6) a montré que, chez les Brachyoures avec bouton-pression de type classique, la fossette appartient toujours au pléomère 6. Or, chez tous les Hymenosomatidae, la fossette abdominale qui correspond à la saillie sternale se trouve sur le tout dernier élément du pléon, dans sa partie basale (Figs 2A, 6B-D). Cette position atypique des fossettes ne peut s'expliquer que par la fusion du segment 6 et du telson. Un argument supplémentaire est fourni par la présence, chez le mâle, de plaques intercalaires en grande partie mobiles, par exemple dans le genre *Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, 1996, chez *O. pilosus* (A. Milne Edwards, 1873) (Fig. 6B-E), ou chez *Amarinus angelicus* (Holthuis) (Fig. 4B). À la face interne, la plaque intercalaire porte une profonde fossette, bordée extérieurement par un fort bourrelet et rattachée au pléotelson par une membrane (Bouchard 1996). Ces plaques mobiles sont ici homologuées à la dernière paire de pléopodes, celle du pléomère 6, c'est-à-dire à des uropodes vestigiaux. Rappelons que, chez de nombreux Dromiidae, les uropodes sont impliqués dans le maintien de l'abdomen (McLay 1993).
On peut interpréter les diverses dispositions montrées par les Hymenosomatidae comme un modèle de la modification graduelle des plaques intercalaires mobiles en simples fossettes d'accrochage. L'emplacement est identique, la fonction similaire (cf. *infra*, plaques intercalaires ou uropodes). Dans la condition plésiomorphe, les uropodes sont représentées par des pièces encore mobiles (*Amarinus* spp., *Odiomaris* spp.) ou par des différenciations qui, sur la face dorsale de l'abdomen mâle, se devinent à des expansions (pléotelson trilobé du genre *Hymenicoides* Kemp, *cf.* Fig. 4E) ou à des saillies parfois très marquées (Fig. 4C-D). Dans la condition apomorphe, les plaques intercalaires disparaissent en tant que telles et il ne reste que les fossettes visibles ventralement, toujours localisées à la base du pléotelson.

4. Un autre argument peut être tiré de la disposition larvaire. Lucas (1971) et Williamson (1982 : 57, 64) indiquent bien que le dernier somite abdominal et le telson des Hymenosomatidae (et aussi de certains Inachinae) sont soudés durant tous les stades larvaires, comme chez l'adulte, c'est-à-dire que le segment 6 n'est jamais différencié. Les grandes dimensions de ce « telson » à l'état larvaire de nombreux Hymenosomatidae laissent bien supposer qu'il s'agit d'un pléotelson. Ce dernier peut être extrêmement long et presque rectangulaire, par exemple chez *Halicarcinus* et *Hymenosoma* (Fig. 10A : *H. depressa* Jacquinot, 1853), ou plus court et avec deux avancées latérales, par exemple chez *Neohymenicus* et *Elamena* (Fig. 10B, *E. producta* Kirk, 1979) (Wear & Fielder 1985 : 38, 82, 83). Les ontogénéticiens insistent tous sur la réduction de la furca caudale chez les Hymenosomatidae, sur l'absence de pléopodes (même à l'état de « *buds* ») à tous les stades ou, au moins, aux stades zoés II et III, ainsi que sur la totale disparition à la fois des pléopodes et des uropodes dès les premiers stades jeunes crabes (cf. *infra*).

Chez les Hymenosomatidae, le nombre de segments abdominaux, qui varie beaucoup selon les genres, se réduit non seulement du fait de la réunion du segment 6 au telson mais aussi du fait de la fusion de divers autres pléomères. Voici, selon les genres, des exemples (liste non exhaustive) des modalités rencontrées pour l'abdomen mâle (le nombre total de segments abdominaux n'a pas toujours été représenté sur les figures).

Abdomen de six segments + telson.
Halicarcinus White, 1846, *pro parte* : Fig. 4A, *H. whitei* (Miers, 1876), avec un vestige de la suture entre le segment 6 et le telson.
Halimena Melrose, 1975 : chez un individu mâle

immature d'*H. aotearoa* Melrose (1975, fig. 54I), une trace de suture entre le segment 6 et le telson est visible.

Pléotelson + cinq segments. Cas de pléotelson « simple », *Amarinus* Lucas, 1980 : Fig. 4D, *A. lacustris* (Chilton, 1882) ; Fig. 4B, *A. angelicus* (Holthuis, 1968) ; Fig. 4C, *A. lutarius* Lucas *et* Davie, 1982. Présence de plaques intercalaires. *Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, 1996 : Fig. 6C, *O. pilosus* (A. Milne Edwards). Présence de plaques intercalaires. *Trigonoplax* H. Milne Edwards, 1853 : Fig. 4F, *T. longirostris* McCulloch, 1908.

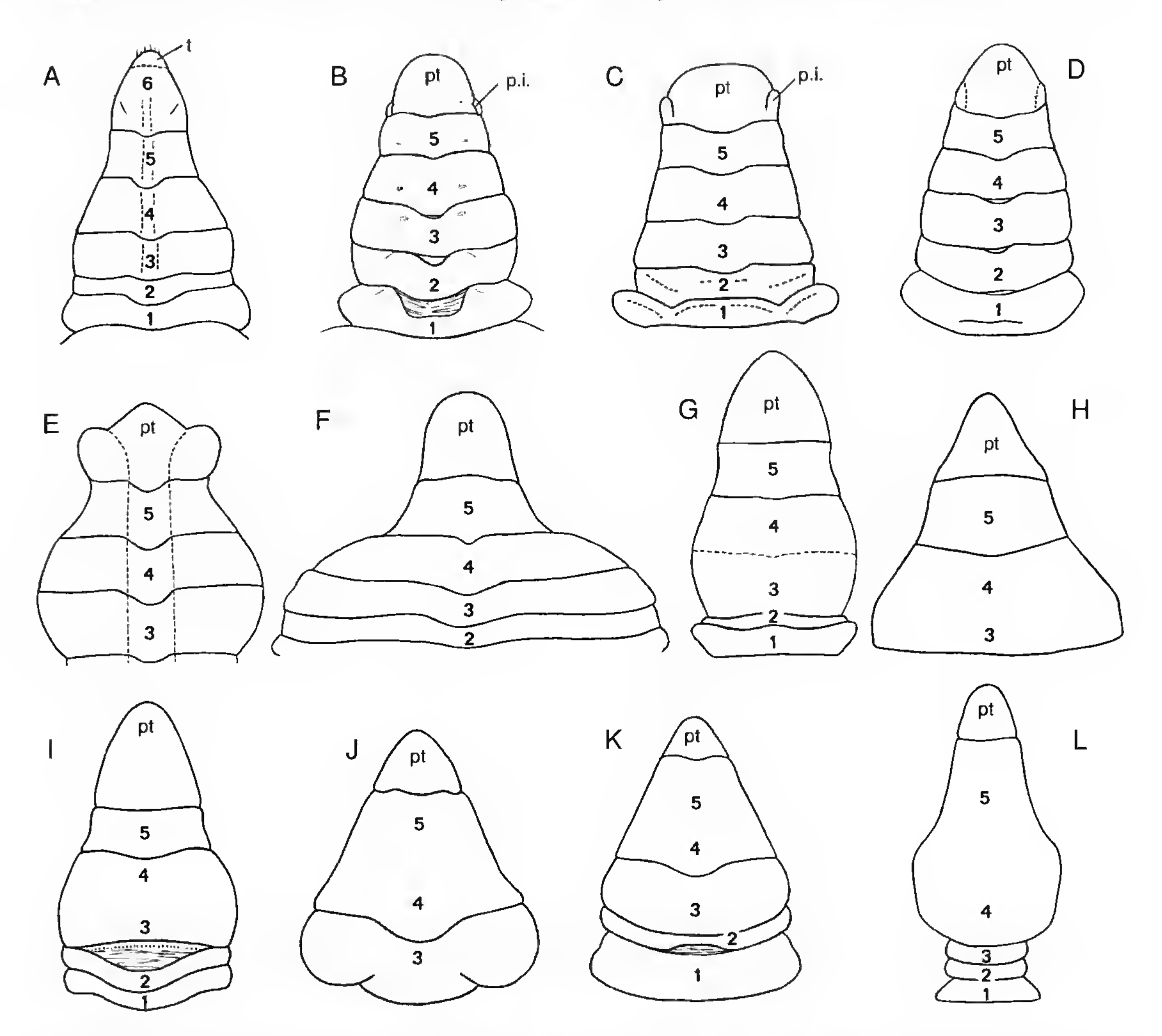


FIG. 4. — ♂, abdomen chez les Hymenosomatidae. **A.** six segments + telson (**t**), avec suture vestigiale (en pointillés) indiquant la fusion du segment 6 et du telson : *Halicarcinus whitei* (Miers) (d'après Melrose 1975 : 74, fig. 33D). **B D**, cinq segments (1-5) + pléotelson (**pt**) muni de plaques intercalaires (**p.i.**), soit différenciées, soit seulement délimitées par une ligne de suture (en pointillés) : **B**, *Amarinus angelicus* (Holthuis) (d'après Holthuis 1968, fig. 1d) , **C**, *A. lutarius* Lucas *et* Davie (d'après Lucas & Davie 1982, fig. 9e) ; **D**, *A. lacustris* (Chilton) (d'après Lucas 1980, fig. 7B) ; **E**, cinq segments (1-5) + pléotelson trilobé : *Hymenicoides carteri* Kemp (d'après Kemp 1917, fig. 21) ; **F**, cinq segments (1-5) + pléotelson : *T. longirostris* McCulloch (d'après Lucas 1980, fig. 8A). **G-I**, quatre segments + pléotelson, avec fusion des segments 3-4 . **G**, *Halicarcinides nuytsi* (Hale) (d'après Lucas 1980, fig. 8C), avec suture encore visible (en pointillés) ; **H**, *Elamena vesca* Ng *et* Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 8E) ; **I**, *Micas falcipes* Ng *et* Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig 4L). **J-L**, quatre segments + pléotelson, avec fusion des segments 4-5 : *Elamenopsis lineata* A. Milne Edwards (J, d'après Ng & Chuang 1996, fig. 16C ; K, d'après Lucas 1980, fig. 8E) (pour l'interprétation, voir le texte) ; **L**, *Neorhynchoplax dentata* Ng (d'après Ng 1995, fig. 1I).

Hymenicoides Kemp, 1917 : Fig. 4E, *H. carteri* Kemp, 1917. Pléotelson trilobé, sauf chez *H. naiyanetri* (Chuang *et* Ng, 1991), à l'origine placé dans un genre à part, *Limnopilos,* puis mis en synonymie avec *Hymenicoides* (Ng 1995).
Neohymenicus Lucas, 1980.
Cancrocaeca Ng, 1991.
Halicarcinus White, 1846, *pro parte.* Exception de *H. whitei*, cf. *supra*, et de *H. hondai* (Takeda *et* Miyake, 1971) où les segments 3-4 semblent fusionnés (*cf.* Lucas 1980 : 184).
Hymenosoma Desmarest, 1825 (sutures difficiles à distinguer et présence de plaques intercalaires chez *H. hodgkini* Lucas, 1980, *cf.* Lucas 1980 : 170, fig. 7I).
Elamena H. Milne Edwards, 1837, *pro parte* : *E. producta* Kirk, 1879, *E. momona* Melrose, 1975, *E. magna* Ng *et* Chuang, 1996.

Pléotelson + quatre segments distincts. Par fusion :
– des segments 3-4 : *Halicarcinides* Lucas, 1980 : Fig. 4G, *H. nuytsi* (Hale, 1927), la suture étant douteuse (*cf.* Lucas 1980 : 206, 207).
Elamena pro parte : Fig. 4H, *E. vesca* Ng *et* Richer de Forges, 1996 ; *E. cristatipes* Gravely, 1927 (*cf.* Ng & Chuang 1996, fig. 7H) ; *E. sundaica* Ng *et* Chuang, 1996.
Neorhynchoplax Sakai, 1938, *pro parte* : Fig. 5C, *N. mangalis* (Ng, 1988) (*cf.* Ng 1988 : 277, fig. 1E ; 1995 : 14 ; Ng & Chuang 1996, figs 24E, 25E), la suture entre les segments 4 et 5 pouvant devenir indiscernable chez les individus âgés, lesquels ont alors les segments 3-5 fusionnés (cf. *infra*).
Micas Ng *et* Richer de Forges, 1996 : Fig. 4I, *M. falcipes* Ng *et* Richer de Forges, 1996 ; *M. minutus* (A. Milne Edwards, 1873) (*cf.* Ng & Richer de Forges 1996, fig. 3D).

– des segments 4-5, sans suture marquée : *Elamenopsis* A. Milne Edwards, 1873 : Fig. 4J-K, *E. lineata* A. Milne Edwards, 1873 (*cf.* Lucas 1980, fig. 8E ; Ng & Chuang 1996, figs 15H, 16C), *E. comosa* Ng *et* Chuang, 1996.
Neorhynchoplax Sakai, 1938, *pro parte* : Fig. 4L, *N. dentata* Ng, 1995 (*cf.* Ng 1995, fig. 1I ; Ng & Chuang 1996, fig. 22I).

– du segment 5 avec le pléotelson :
Fig. 5A, *Elamena globosa* Chuang *et* Ng, 1991, avec la suture qui peut être encore visible (Ng comm. pers.) ; Fig. 5B, *E. mendosa* Chuang *et* Ng, 1991, envisagé par Ng & Chuang (1996 : 29, 31, fig. 10H) comme ayant peut-être les segments 3 et 4 fusionnés, mais interprété ici comme ayant le segment 5 soudé au pléotelson sans suture visible (comme chez la femelle) ; à noter que chez les mâles les plus grands d'*E. mendosa*, une fusion peut, en plus, intéresser les somites 2 et 3.

Pléotelson + trois segments distincts. Par fusion des segments 3-5 : *Neorhynchoplax* Sakai, 1938, *pro parte* (nombreuses espèces) : Fig. 5D, *N. demeloi* (Kemp, 1917) ; Fig. 5F, *N. aspinifera* (Lucas, 1980) ; Fig. 5E, *N. introversa* (Kemp, 1917) ; Fig. 5G, *N. nasalis* (Kemp, 1917) ; Fig. 5C, individus âgés de *N. mangalis* (Ng, 1988), où a disparu entre les segments 4 et 5 la suture visible chez les individus plus jeunes (cf. *supra*).

Abdomen composé de trois éléments au total. Par fusion du pléotelson avec l'ensemble composé des segments 3-5, la suture entre le segment 5 et le pléotelson étant plus ou moins discernable (cas le plus avancé de pléotelson).
Neorhynchoplax Sakai, 1938, *pro parte* : Fig. 5H, *N. minima* (Lucas *et* Davie, 1982), la suture entre les segments 3-5 soudés et le telson étant encore apparente ; *N. thorsborneorum* (Lucas *et* Davie, 1982 : 406).
Crustaenia Ng *et* Chuang (1996 : 17, fig. 6H) : Fig. 5I, *C. palawanensis* (Serène, 1971), l'abdomen mâle ayant les segments 3-5 soudés au pléotelson, avec des traces à peine visibles de l'ancienne suture.
Une trace de suture encore visible chez un immature peut disparaître chez l'adulte ou une trace de suture présente chez l'adulte peut disparaitre chez un individu âgé. C'est avec précaution que l'on utilisera le nombre de segments abdominaux comme un caractère générique, compte tenu des divers degrés d'ankylose observés. À noter que, dans la reconstruction phylogénétique d'une quinzaine de genres de Majoïdea à l'aide de caractères larvaires, Marques & Pohle (1996 : 10) font remarquer que la réduction de la segmenta-

tion ne s'est pas révélée comme constituant un caractère dérivé.

Il n'en demeure pas moins que les différentes dispositions de l'abdomen mâle rencontrées chez les Hymenosomatidae permettent l'hypothèse d'un morphocline, avec les diverses étapes évolutives. L'état plésiomorphe est : aucun segment fusionné, à l'exception du segment 6 et du telson, donc

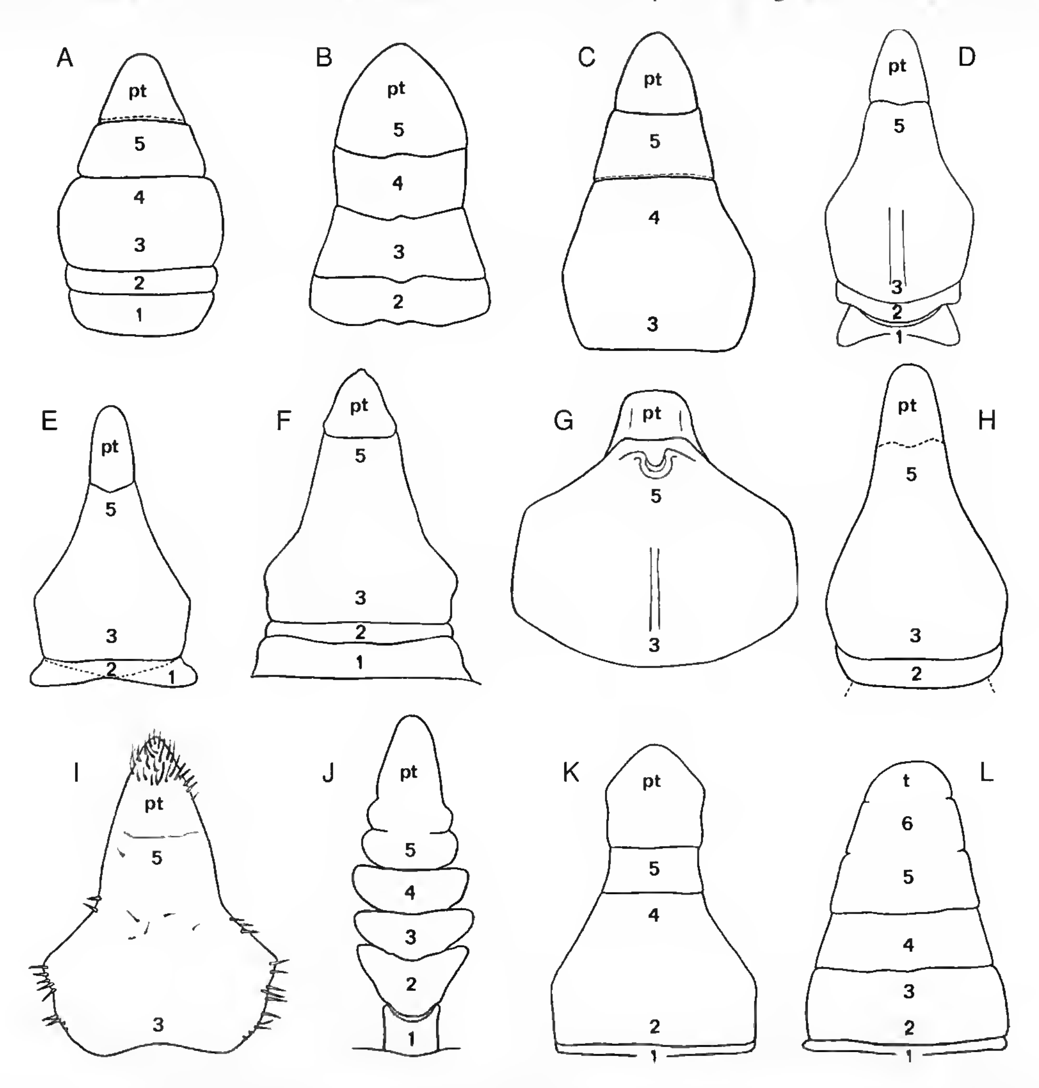


FIG. 5. — **A-I** : ♂, abdomen chez les Hymenosomatidae. **A**, **B**, quatre segments + pléotelson (**pt**), avec fusion du segment 5 avec le pléotelson : **A**, *Elamena globosa* Chuang *et* Ng, avec la suture encore visible (en pointillés) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 8D) ; **B**, *Elamena mendosa* Chuang *et* Ng (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 10H) (pour l'interprétation, voir le texte) ; **C**, quatre segments + pléotelson, avec fusion des segments 3-4 : *Neorhynchoplax mangalis* (Ng), la suture entre les segments 4-5 pouvant disparaître chez les individus âgés (d'après Ng 1988, fig. 1E) ; **D-G**, trois segments distincts + pléotelson, avec fusion des segments 3-5 : **D**, *Neorhynchoplax demeloi* (Kemp) (d'après Kemp 1917, fig. 9) ; **E**, *N. introversus* (Kemp) (d'après Kemp 1917, fig. 11c) ; **F**, *N. aspinifera* (Lucas) (d'après Lucas 1980, fig. 8D) ; **G**, *N. nasalis* (Kemp) (d'après Kemp 1917, fig. 15) ; **H-I**, trois éléments au total, avec fusion du pléotelson avec les segments 3-5 : **H**, *Neorhynchoplax minima* (Lucas *et* Davie), avec la suture encore apparente (en pointillés) entre les segments 3-5 et le telson (modifié d'après Lucas & Davie 1982, fig. 2b) ; **I**, *Crustaenia palawanensis* (Serène) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 6H). **J-L**, par comparaison, pléotelson (**pt**) chez un Podotremata Cyclodorippoidea et chez deux Heterotremata de la famille des Pinnotheridae : **J**, *Katamia handokoi* Tavares (d'après Tavares 1993, fig. 17b) ; **K**, **L**, genre *Fabia* Dana : **K**, *F. carvachoi* Campos ; **L**, *F. tellinae* Cobb, avec l'indication des segments 5 et 6 et du telson (**t**) (d'après Campos 1996, respectivement figs 3D et 9D).

cinq segments + pléotelson. L'état apomorphe correspond à l'abdomen mâle composé de quatre éléments (trois éléments + pléotelson), voire de trois éléments seulement au total. Pour la soudure des segments abdominaux de l'abdomen chez la femelle, cf. *infra*.

Outre le nombre de ses composants, l'abdomen mâle varie également par sa forme générale. Chez de nombreux Hymenosomatidae, l'abdomen mâle forme une languette très courte, soit régulièrement ovalaire soit plus triangulaire, avec un rétrécissement marqué dans la moitié distale. Mais la largeur des segments peut s'amplifier fortement, aboutissant à des dispositions inhabituelles pour un abdomen mâle : par exemple, un abdomen dilaté chez *Hymenicoides carteri* Kemp, 1917 (Fig. 4E) et très élargi chez *Trigonoplax longirostris* McCulloch, 1908 (Fig. 4F). Chez *Neorhynchoplax nasalis* (Kemp, 1917) (Fig. 5G), l'abdomen mâle offre une très vaste pièce composée des segments 3-5 fusionnés, qui ressemble à la cavité incubatrice d'une femelle.

Plaques intercalaires, uropodes et dispositif d'accrochage de l'abdomen

Il est important de noter la présence d'une paire de plaques intercalaires, situées à la base du pléotelson, sur l'abdomen mâle de quelques genres (*Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, 1996 ; *Amarinus* Lucas, 1980 ; *Halicarcinus* pro parte ; *Hymenosoma* Desmarest, 1825, *pro parte*). Ces pièces peuvent même être mobiles, par exemple chez *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards, 1873) (Figs 2A, 6B-E) et chez *Amarinus angelicus* (Holthuis, 1968 : 115, où est signalé « *a small movable segment attached to the base of the telson and the postero-lateral angle of the sixth somite* ») (Fig. 4B). Il faudra vérifier si, chez ces espèces, de telles formations existent sur l'abdomen de la femelle immature.

C'est chez les genres primitifs, à abdomen toujours composé de segments non fusionnés (sauf le pléotelson), que l'on observe fréquemment à la base du pléotelson la présence de ces plaques intercalaires. Celles-ci sont, soit complètement séparées et en grande partie mobiles, soit différenciées mais immobiles, tantôt délimitées par une suture plus ou moins distincte (Lucas 1980, fig. 7) (Fig. 4C, D). Ou bien, comme chez *Hymenicoides* Kemp, 1917, la forme trilobée du telson suggère l'emplacement des plaques intercalaires fusionnées au telson (Fig. 4E).

À propos d'*Amarinus angelicus*, Holthuis (1968 : 115-116) signale qu'il n'a jamais observé de telles formations chez les Brachyoures à l'exception des Dromiidae (allusion aux uropodes), et il souhaite que l'on puisse vérifier si ce caractère est d'ordre générique. Chez *Hymenosoma hodgkini* Lucas, 1980, de « petites pièces intercalaires » sont apparentes (Lucas 1980 : 170, fig. 7I), alors que de telles structures ne se rencontrent pas chez les autres *Hymenosoma* (*H. orbiculare* Desmarest, 1825 et *H. depressa* Jacquinot, 1853), ce qui laisse un doute quant à la monophylie du genre *Hymenosoma*.

L'état plésiomorphe de l'abdomen encore composé de tous les segments distincts (sauf le 6 soudé au telson) s'accompagne ou non de la présence de plaques intercalaires. La transformation des plaques intercalaires mobiles en éléments immobiles puis indistincts illustre le passage vers l'apomorphie (pièces complètement disparues). Le telson trilobé d'*Hymenicoides carteri* Kemp, 1917 (Fig. 4E) et d'*H. microrhynchus* Ng, 1995, aux segments abdominaux non fusionnés, représenterait un état intermédiaire. Pour Lucas (1980 : 197) « *the trilobate telson results from contouring of its lateral region to provide cavities to receive the apices of the first pleopods* ». Ng & Chuang (1996 : 50) suggèrent bien que le telson trilobé d'*Hymenicoides* n'est pas sans rapport avec les plaques intercalaires d'*Amarinus*, « *this might suggest a common ancestral line* ». Le genre cavernicole d'Indonésie *Cancrocaeca* Ng, 1991 (p. 61), selon Ng étroitement apparenté à *Amarinus* et, à notre avis, très primitif (cf. *infra*), possède des segments abdominaux tous articulés dans les deux sexes mais ne montre pas de pièces intercalaires visibles. Chez le seul petit mâle que nous avons observé, la cavité sterno-abdominale courte et large est remplie par les pléopodes sexuels 1 forts, torsadés (Fig. 9A). Les fossettes et les boutons d'accrochage correspondants sont difficiles à discerner, mais il semble bien que le dispositif bouton-pression fasse intervenir la base du pléotelson.

Lorsque les plaques intercalaires ont disparu en tant que telles, le même emplacement à la face

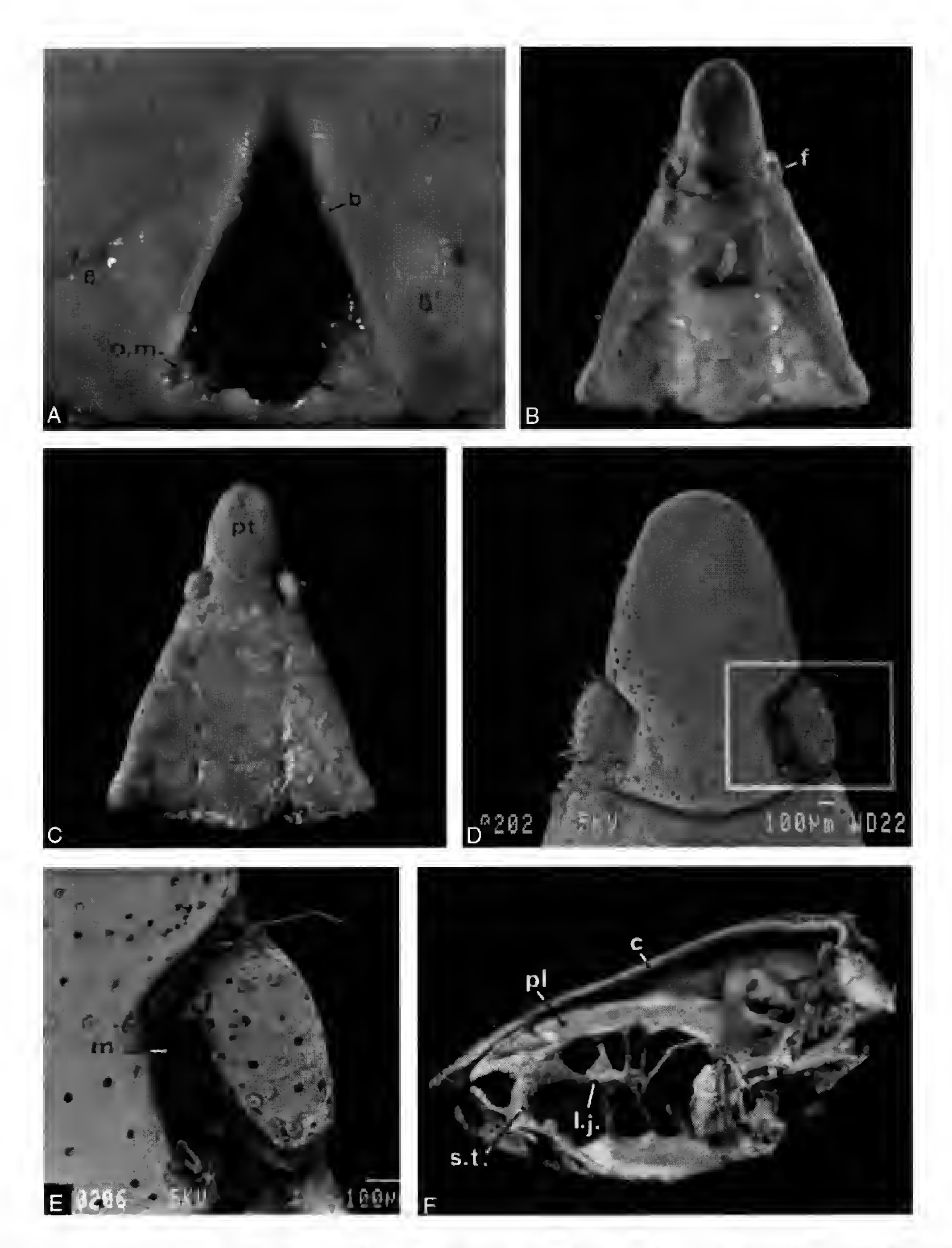


FIG. 6. — *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards). **A-E**, ♂, appareil d'accrochage de l'abdomen ; **A**, cavité sterno-abdominale sans l'abdomen ; **B**, abdomen, face ventrale ; **C**, *Idem*, face dorsale, avec les plaques intercalaires mobiles qui portent les fossettes ; **D-E**, détail du pléotelson en microscopie électronique, à divers grossissements (photos J.-M. Bouchard) : **D**, vue d'ensemble du pléotelson ; **E**, gros plan de la plaque intercalaire mobile. **F**, squelette endophragmal en coupe sagittale (préparation S. Secretan, photographie D. Serrette). **b**, crochet de l'appareil bouton-pression ; **c**, carapace ; **f**, fossette de l'appareil bouton-pression ; **l.j.**, lame de jonction ; **m**, membrane d'articulation ; **o.m.**, orifice sexuel mâle ; **pl**, pleurites ; **pt**, pléotelson ; **s.t.**, selle turcique ; **7, 8**, sternites thoraciques 7 et 8 ; **7/8**, suture sternale thoracique 7/8.

ventrale de l'abdomen est occupé par les seules fossettes de l'appareil bouton-pression, qui viennent coiffer les deux saillies sur la paroi oblique de la cavité sterno-abdominale (Fig. 6A, B), ce qui a pour effet de maintenir l'abdomen appliqué contre la face ventrale.

Nous formulons deux hypothèses :

1. Les plaques intercalaires sont les vestiges des uropodes du segment 6, au même titre que les uropodes des Dromioidea (Guinot 1995).

2. Les fossettes abdominales représentent les vestiges des plaques intercalaires, donc des uropodes.

Ces hypothèses sont rendues plausibles par le fait que les plaques intercalaires sont mobiles ou différenciées seulement chez des Hymenosomatidae à segments abdominaux non fusionnés, c'est-à-dire chez les formes parmi les plus primitives de la famille (Figs 2A, 4B, 6 B-D). Dans l'appareil bouton-pression des Crabes, si le crochet sternal apparaît comme une néoformation, l'origine uropodiale de la fossette se voit confirmée par ce que nous observons chez les Hymenosomatidae.

Pérez (1928) a tracé l'histoire de l'appareil de l'accrochage chez les Brachyoures. Dans sa pensée, le début du chemin évolutif est jalonné par les Dromies qui utilisent leurs uropodes par un mécanisme analogue à celui des Pagures arc-boutés au fond de leur coquille par les crampons de leurs uropodes. Ensuite, le type Brachyoure s'est mis en place, avec une fossette qui « boutonne » l'abdomen au plastron thoracique, le rebord de la fossette correspondant au « dernier vestige de l'uropode évanoui ». Hartnoll (1975) partage l'idée que la fossette pourrait bien représenter l'homologue de l'uropode.

Chez les Hymenosomatidae, la place des fossettes sur le dernier élément abdominal, à la base du pléotelson, au lieu d'un sixième pléomère bien défini, est inhabituelle chez les Brachyoures. Nous retrouvons cette même disposition chez certains Majoidea (cf. *infra*).

Abdomen femelle

Chez la femelle, où il existe aussi un pléotelson (mais parfois très petit et comme enchâssé dans le segment précédent, Fig. 7D), le nombre de segments abdominaux ne dépasse jamais cinq, comme chez le mâle, et tend à se réduire. L'état plésiomorphe se présente avec cinq segments distincts, et l'état apomorphe avec le pléotelson « simple » soudé à une large pièce composée des segments 2-5 soudés.

Chez certains genres, la non-fusion (sauf le pléotelson) des segments est similaire dans les deux sexes (*Amarinus* Lucas, *Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, *Halicarcinus* White, *Neohymenicus* Lucas), ou bien une réduction affecte les mêmes pléomères. Chez d'autres genres et espèces, par exemple *Elamena vesca* Ng *et* Richer de Forges (1996, fig. 8E, F), la femelle (Fig. 7A) peut présenter un nombre moins réduit de pléomères que le mâle (Fig. 4H). Mais ce peut être l'inverse, avec un nombre plus réduit de pléomères chez la femelle que chez le mâle : comparer les figures 7C et 4I, *Micas falcipes* Ng *et* Richer de Forges, 1996. Chez *Elamenopsis lineata* A. Milne Edwards, 1873 (*cf.* Ng & Chuang 1996), d'interprétation difficile (l'élément terminal relativement petit est-il seulement le telson ou correspond-il à un pléotelson ?), la femelle (Fig. 7B) a les pléomères 3-5 fusionnés (parfois avec des traces latérales de sutures qui semblent indiquer la présence d'un segment 6), et le mâle (Fig. 4J, K) a les seuls segments 4-5 fusionnés.

Il y a fusion du pléotelson avec l'ensemble composé des segments 3-5 chez la femelle d'espèces du genre *Neorhynchoplax* : *N. octagonalis* (Kemp 1917) « *telson of female abdomen small, difficult to distinguish from segment 5 and possibly fused to it* » (Lucas 1980 : 194) ; *N. thorsborneorum* (Lucas & Davie 1982 : 406) « *segments 3-5 fused, telson also possibly fused, not clearly indicated* » ; *N. frontalis* (Lucas & Davie 1982 : 411) « *fused article consisting of segments 3-5 and also telson which is not differentiated from abdomen* » ; *N. minima* (Lucas & Davie 1982 : 409) « *telson apparently fused with segments 3-5 with suture evident* ».

Une réduction extrême et comparable du nombre de segments abdominaux s'observe chez *Crustaenia palawanensis* (Serène, 1971) où, dans les deux sexes, l'abdomen ne compte que trois éléments au total. Le mâle (Fig. 5I) a les segments 1 et 2 distincts, puis l'ensemble composé des segments 3-5 soudés au pléotelson, ce dernier étant délimité par une légère suture subterminale ; la femelle (Fig. 7D) a le seul segment 1 dis-

tinct, auquel fait suite la large calotte semi-circulaire composée des segments 2-5, enfin le pléotelson.

Plusieurs caractéristiques remarquables sont à relever chez la femelle des Hymenosomatidae.

1. Développement et modifications de l'abdomen. Son développement est souvent très important, avec un fort dépassement sur les côtés et en arrière du céphalothorax, de sorte que, largement visible en vue dorsale, l'abdomen devient plus vaste que le corps (Fig. 8F), à la manière de ce qui existe chez deux autres familles, les Cryptochiridae et les Pinnotheridae, qui comptent aussi les formes parmi les plus petites de Brachyoures. Cet élargissement, qui augmente la capacité de la cavité incubatrice, apparaît comme

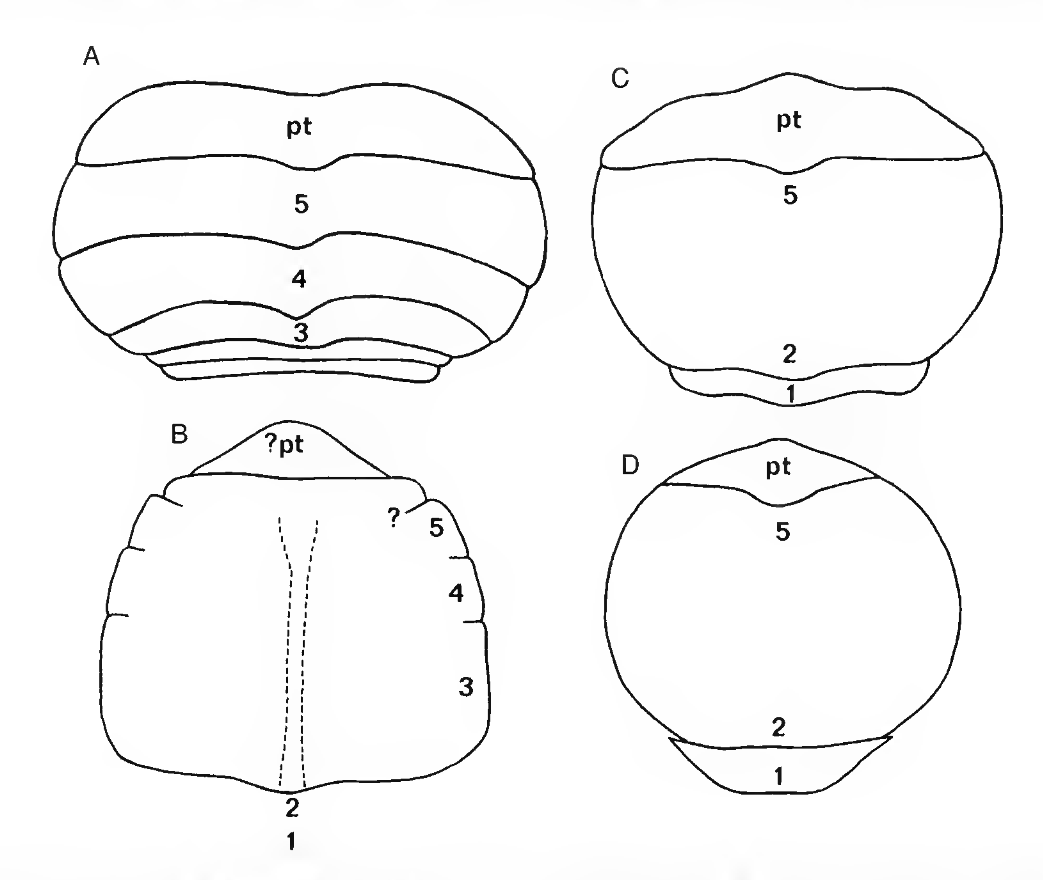


Fig. 7. — Abdomen ♀ chez les Hymenosomatidae. **A**, *Elamena vesca* Ng *et* Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 8F) ; **B**, *Elamenopsis lineata* A. Milne Edwards (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 15K) (pour l'interprétation, voir le texte) ; **C**, *Micas falcipes* Ng *et* Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 4F) ; **D**, *Crustaenia palawanensis* (Serène) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 6I). **pt**, pléotelson.

une compensation pour accroître la fécondité.
Chez la femelle mature, par exemple d'*Halicarcinus keijibabai* (Takeda *et* Miyake, 1971), les dimensions de l'abdomen s'accroissent notablement et les pléopodes débordent latéralement. Chez *Hymenosoma depressa* Jacquinot, 1853, la portion centrale des premiers segments abdominaux forme une saillie chitineuse, alors que le reste de la paroi abdominale est une lamelle fine et membraneuse, presque transparente, laissant voir toute la ponte (Melrose 1955 : 115), et que l'exopode des pléopodes 4-5 se développe en une expansion foliacée concourant à fermer les bords de la cavité incubatrice (Fig. 8F). Chez

Odiomaris pilosus aussi (Fig. 2B) on distingue bien au milieu de l'abdomen une bande médiane longitudinale aux bords ventralement épaissis.

2. Insertion des pléopodes. Il faut noter que, chez certains Hymenosomatidae (par exemple *Elamena truncata* A. Milne Edwards, 1873), les pléopodes femelles sont insérés à l'extrémité latéro-externe des somites abdominaux, de sorte que la cavité est davantage protégée sur les côtés. D'ordinaire, chez les Brachyoures, les pléopodes femelles s'articulent sur la face ventrale des somites dans une position plus interne. Des dispositifs de protection de la ponte par articulation latérale des pléopodes ont été décrits par Tavares (1993) chez des Cyclodorippoidea, groupe de Podotremata où les pléopodes de la paire 5 peuvent manquer.

3. Réduction du nombre de pléopodes ou disparition totale des pléopodes. Chez des espèces attribuées à *Neorhynchoplax* Sakai, 1938 et à *Elamenopsis* A. Milne Edwards, 1873, ainsi que dans le genre *Crustaenia* Ng *et* Chuang, 1996, la morphologie sterno-abdominale de la femelle mature se modifie radicalement et acquiert des caractéristiques uniques chez les Brachyoures. Les pléopodes se réduisent en nombre ; ils disparaîtraient même complètement dans certains cas, d'après Lucas (1980 : 191).
Ng & Chuang (1996 : 56, 60) donnent des précisions sur la disposition femelle. Sur la pièce unique provenant de la fusion des segments abdominaux 3-5, il y a trois paires de pléopodes très réduits chez *Neorhynchoplax mangalis* (Ng, 1988) et chez *Elamenopsis lineata* (Fig. 7B), et seulement deux paires de pléopodes chez *Crustaenia palawanensis* (Serène, 1971) (Fig. 7D). Les pléopodes demeurent biramés et sétifères, mais les trois paires sont à peine visibles chez *N. mangalis*. Chez *E. lineata*, le pléopode du segment 3 est bien apparent, celui du segment 4 plus réduit et celui du segment 5, minuscule (Ng *in litt.* 11 septembre 1996). Les œufs ne sont plus portés par les pléopodes.
Chez les Hymenosomatidae, une cavité incubatrice se met en place grâce à diverses modifications. Les bords latéraux de plusieurs segments abdominaux se rabattent et se fusionnent entre eux par un prolongement membraneux qui se replie et forme une sorte de sac, en partie fermé (Fig. 2F, G). Le canal branchio-sternal qui, chez les Hymenosomatidae (Lucas 1980), met en relation la cavité incubatrice avec la chambre branchiale et permet l'irrigation et l'aération de la ponte, est analogue par son rôle à celui découvert par Drach (1955) chez les Leucosiidae.

4. Autres modifications : sur le sternum thoracique, la paroi, déjà mince, se creuse fortement et forme tout autour un rebord épais, dénommé ici muraille sternale, contre laquelle vient buter l'abdomen (Figs 1C, 2B, D : *Odiomaris pilosus*). Chez *Elamenopsis lineata*, nous observons sur le pourtour de la cavité sterno-abdominale une forte crête qui se coapte avec une gouttière de la face interne de l'abdomen, d'où un sertissage rigoureux de l'abdomen dans la paroi sternale, seul le telson étant laissé libre.
Du fait de la conformation particulière du squelette endophragmal, complètement dégagé dans sa partie médiane, un large espace est ménagé, ce qui permet le rapprochement des parois ventrale (sternale) et dorsale du corps : une place est laissée pour la formation d'une poche incubatrice. Lucas (1980 : 192, fig. 8H) avait déjà attiré l'attention sur le phénomène unique rencontré chez les Hymenosomatidae, à savoir comment une partie de la ponte se trouve complètement enfermée puisqu'elle prend place dans l'espace situé sous la paroi même de la partie postérieure du céphalothorax (Fig. 8E). Ng & Chuang (1996 : 56, 60) apportent de nombreuses précisions et illustrations chez la remarquable espèce de mangrove *Neorhynchoplax mangalis* (Ng, 1988). Les œufs se développent dans la cavité constituée par tout l'espace entre la paroi abdominale et la paroi céphalothoracique (Fig. 8A-D) et ce sont des larves qui sont expulsées, non par les vulves, trop petites, mais par des « pseudovulves », grâce à la rupture de la cuticule thoracique sternale. Pour Ng (*in litt.* 11 septembre 1996), il s'agirait ici d'une véritable ovovivipatité car l'éclosion des œufs en larves a lieu à l'intérieur du corps. Dans le cas de *N. mangalis*, où un canal branchio-sternal est effectivement présent, Ng (*in litt.* 11 septembre 1996) se demande s'il peut suffire, puisque l'oxygène doit parvenir jusqu'aux œufs situés à l'intérieur du corps, dans un espace hermétique.

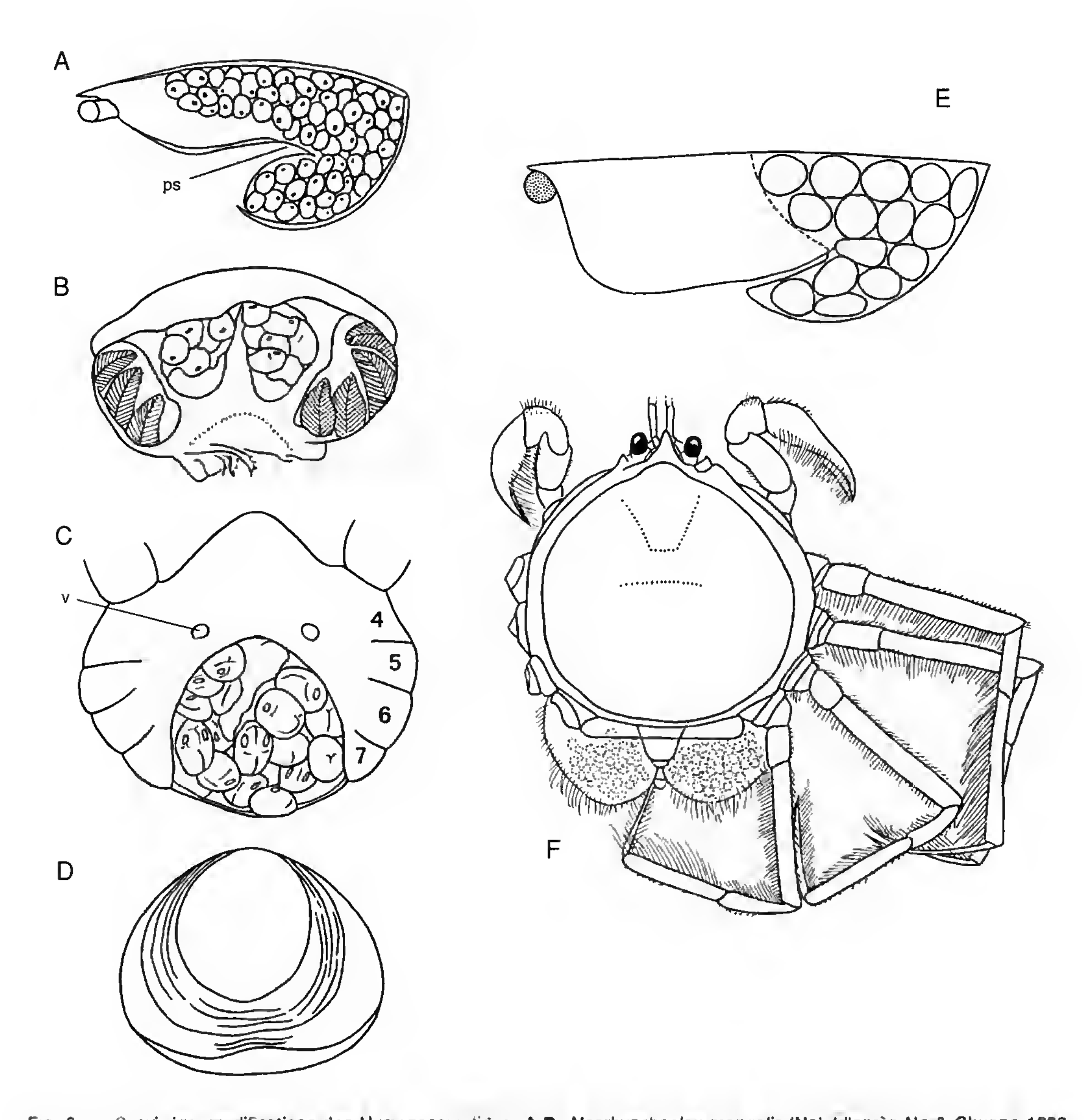


FIG. 8. — ♀ ovigère, modifications des Hymenosomatidae. **A-D**, *Neorhynchoplax mangalis* (Ng) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 26A-C, F) : **A**, carapace en section latérale ; **B**, *idem*, section transversale au niveau du cadre buccal ; **C**, sternum thoracique, sans l'abdomen, avec les œufs à l'intérieur du corps ; **D**, face interne de l'abdomen, après la libération des larves. **E**, interprétation de la cavité incubatrice entre le céphalothorax et l'abdomen (d'après Lucas 1980, fig. 8H : genre *Elamenopsis*). **F**, *Hymenosoma depressa* Jacquinot, vue d'ensemble (d'après Melrose 1975, fig. 55B). **ps**, pseudovulves ; **v**, vulves ; **4-7**, sternites thoraciques 4 à 7.

Il faut souligner que, souvent, chez les Hymenosomatidae, les œufs sont relativement gros, peu nombreux. Lucas (1980 : 215) a bien relevé toutes les autres adaptations dans les stratégies de reproduction (mue de puberté correspondant souvent à la dernière mue, cycle ovarien continu, avec les femelles matures très fréquemment ovigères) et de développement (abrégé ou direct, donc dispersion réduite). Rappelons que des juvéniles ont été observés sur l'abdomen d'une femelle de *Neorhynchoplax bovis* (Barnard, 1947 ; 1950 : 72).

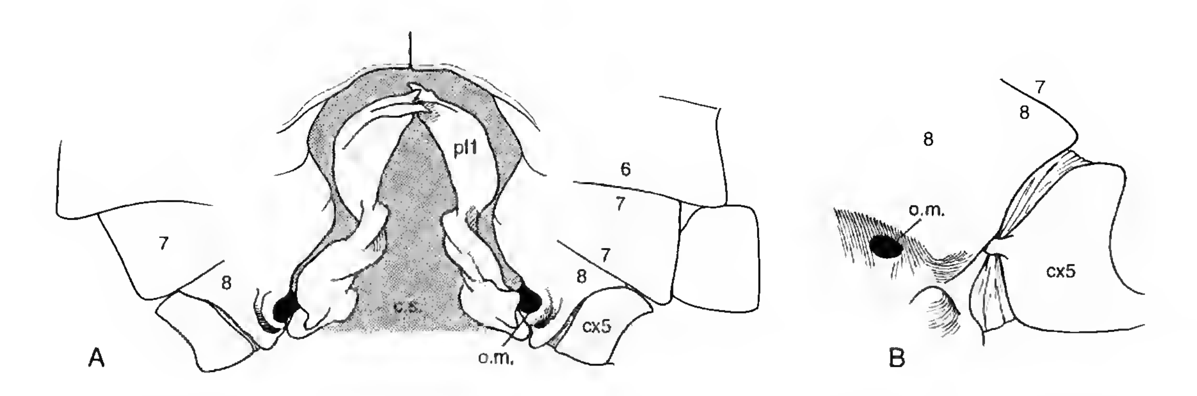


Fig. 9. — ♂, disposition coxo-sternale de l'orifice sexuel. **A**, état plésiomorphe, chez *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, paratype ; **B**, état apomorphe, chez *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards). **c.s.**, cavité sterno-abdominale ; **cx5**, coxa de P5 ; **o.m.**, orifice sexuel mâle ; **pl1**, premier pléopode mâle ; **7**, **8**, sternites thoraciques 7 et 8 ; **6/7**, **7/8**, sutures sternales thoraciques 6/7 et 7/8.

Chélipèdes
De grandes variations affectent les chélipèdes, qui vont de faibles/dotés d'une main plutôt fine et grêle à très robustes/avec main élargie. Les doigts peuvent être béants ou jointifs.

Pattes ambulatoires
Les pattes ambulatoires varient de courtes et robustes à allongées et fines, parfois aplaties en forme de ruban. Sur son bord inférieur, le dactyle, qui est plus ou moins recourbé, peut être inerme et seulement garni de soies (*Elamena aspinifera*) ou porter une seule dent subterminale, ou deux ou plusieurs, ou bien être muni d'une rangée d'épines qui couvrent parfois toute sa longueur, mais rarement de plusieurs rangées d'épines.

Orifices génitaux femelles (vulves)
La localisation antérieure des vulves (Fig. 2D, F), dans une position qui ne traduit pas leur appartenance au somite 6 (Richer de Forges 1976), n'est pas aberrante. Les vulves ont été refoulées en avant dans la partie indivise du plastron (fusion médiane des somites du sternum thoracique), sans cesser pour autant de dépendre de ce pléomère (Guinot 1979a : 186, pl. 24, fig. 10).

Orifices génitaux mâles
Chez les Hymenosomatidae, tous avec un sternum thoracique très élargi mais néanmoins rétréci au niveau des P5 (de ce fait moins espacés que les péréiopodes précédents), l'orifice mâle s'ouvre sur le sternite 8, ce qui a pu laisser supposer une disposition thoracotrème (Guinot 1979a, fig. 30A). Cependant, chez l'espèce cavernicole *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, où Ng (1991 : 63) signale un « *gonopore sternal, adjacent (but not in contact) to the last ambulatory coxa* », nous observons chez un paratype (Fig. 9A) l'orifice mâle à proximité de la coxa de P5, à la base du sternite 8, et à l'écart de la suture 7/8, en position pariétale le long du bord d'une courte et large cavité sterno-abdominale. L'orifice est très gros et, sur lui, vient s'appliquer le foramen proximal externe du premier pléopode sexuel, au niveau d'une forte courbure de sa base épaissie. Dans le genre *Hymenicoides* la disposition est similaire, avec une ouverture qui peut être qualifiée d'énorme ; chez *H. microrhynchus*, nous observons le court pénis qui pénètre à l'intérieur du Pl1. C'est la condition plésiomorphe. Chez diverses autres espèces examinées, par exemple chez *Odiomaris* (Figs 6A, 9B), l'orifice est davantage éloigné de la coxa de P5 et s'ouvre en position plus sternale sur les flancs obliques de la profonde cavité sterno-abdominale. C'est la condition apomorphe.
Mais chez les Hymenosomatidae, contrairement à ce qui se passe chez la plupart des Thoracotremata, l'ouverture mâle est toujours localisée dans une position très postérieure sur le sternite 8 et ne se trouve pas connectée à la suture sternale 7/8 (Guinot 1979a, figs 52, 53).

Reconsidérant la famille des Hymenosomatidae, nous l'assignons aujourd'hui aux Heterotremata, avec disposition coxo-sternale (cf. *infra*).

Pléopodes sexuels mâles

Chez les Hymenosomatidae, les pléopodes sexuels mâles de la première paire présentent une telle variété de conformation (*cf.* Lucas 1980, figs 9, 10 ; Ng & Chuang 1996) que, à notre avis, l'attribution générique de diverses espèces semble devoir être contrôlée. Cela dénote, selon nous, une diversité des taxa encore plus importante que supposée jusqu'à présent.

Les pléopodes sexuels mâles de la deuxième paire sont courts, avec une base élargie (Melrose 1970, fig. 2D, E).

Squelette endophragmal

Le squelette endophragmal est aplati, avec un cloisonnement et un compartimentage extrêmement réguliers (niveau IIID de Guinot 1979a : 262, pl. 20, figs 9-11). Les pleurites sont presque horizontaux, seulement un peu abaissés vers l'avant. La lame de jonction, horizontale, sépare nettement le squelette en deux parties dorsale et ventrale, équivalentes et régulières. Il n'y pas de jonction médiane des moitiés droite et gauche de l'endophragme ; les endopleurites et les interosternites se raccourcissent et se rejoignent, en se soudant, sur la lame de jonction, de part et d'autre du corps. Du fait que les interosternites ne se prolongent pas médialement vers l'axe du corps, ce dernier se trouve dénué de toute partie squelettique, à l'exception de la selle turcique (Figs 2C, E, 6F). La lame de jonction est tout à fait latérale et elle-même très régulière (Secretan, comm. pers. et sous presse). Les interosternites ne se continuent pas, non plus, au-dessous de la lame de jonction. Confinés latéralement, les phragmes apparaissent parallèles, régulièrement cloisonnés. Une autre bipartition, cette fois-ci antéro-postérieure, se surajoute à la bipartition dorso-ventrale, d'où un système squelettique particulier (autapomorphie). Généralement, chez les autres Brachyoures, il y a convergence des phragmes vers le milieu du corps.

Ultrastructure du sperme

Dans une note plus spécialement consacrée à l'ultrastructure du sperme, Richer de Forges *et al.* (sous presse) ont montré que, s'ils sont typiquement brachyouriens, les spermatozoïdes du genre étudié *Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, 1996 (= *Amarinus* Lucas, 1980, *pro parte*) diffèrent de façon significative, et par neuf caractères au moins, de ceux de tous les autres Crabes étudiés à ce jour. Malgré l'état encore fragmentaire des connaissances, il aurait été tentant – sur le plan strictement spermatologique – de créer pour les Hymenosomatoidea un groupe particulier, différant des trois grandes sections de Brachyoures Podotremata, Heterotremata et Thoracotremata (Guinot 1977, 1978). Il convient maintenant de reconsidérer ces données spermatologiques en les confrontant à celles des Heterotremata très avancés comme les Inachoididae (cf. *infra*), et moins avancés comme des Inachidae tels que *Macropodia* Leach ou *Inachus* Weber.

Attribution des Hymenosomatidae aux Heterotremata à orifice coxo-sternal

Chez tous les Hymenosomatidae l'orifice sexuel mâle s'ouvre, non pas sur la coxa du péréiopode P5 mais sur le sternite correspondant (sternite 8), sans relation avec la suture sternale 7/8 (Figs 2A, 6A, 9A, B). À première vue, on suppose une condition thoracotrème. Nous suggérons qu'il s'agit en fait d'un état dérivé de la disposition hétérotrème, avec ouverture coxo-sternale. Le très fort élargissement du sternum thoracique (quoique relativement moins marqué au niveau des P5), l'interruption similaire de toutes les sutures, avec leurs extrémités séparées par un très large espace, la soudure fréquente de nombreux pléomères, avec la présence constante d'un pléotelson, dénotent aussi un état avancé.

Cependant, il faut mettre en balance la juxtaposition, chez certains genres, de caractères primitifs, tels que l'absence de fusion segmentaire de l'abdomen (sauf pléotelson) et la présence de plaques intercalaires mobiles, homologuées ici à des uropodes vestigiaux.

La famille des Hymenosomatidae est à exclure des Thoracotremata, et nous la transférons parmi les Heterotremata à orifice mâle coxo-sternal.

Parmi les Heterotremata, trois exemples de disposition coxo-sternale ont déjà été signalés.

1. La famille des Dorippidae contient la sous-famille des Dorippinae, où l'orifice mâle varie selon les genres de coxal à coxo-sternal (Guinot, étude en cours), et la sous-famille des Ethusinae où, chez tous les représentants, l'orifice mâle est coxo-sternal (*cf.* Guinot 1979b, figs 2, 3).
2. La famille des Leucosiidae contient de très nombreux genres avec une ouverture « normale », sur la coxa de P5 (plésiomorphie). Mais certains représentants, comme par exemple le genre *Leucosia* Weber, 1795, montrent la condition dérivée, avec une ouverture apparemment sternale (Guinot 1979a : 195, 196, 218, figs 45A-C, 55B-D). Des cas réels (et non hypothétiques) à position intermédiaire (par exemple genres *Ilia* Leach, 1817 et *Lithadia* Bell, 1855) illustrent le processus de « migration » de l'état coxal à l'état coxo-sternal.
3. La famille des Goneplacidae contient des genres avec orifice strictement coxal, mais aussi des cas où le pénis débouche sur le sternum, parfois très loin de la coxa de P5. De nombreux états intermédiaires indiquent le passage vers un état coxo-sternal, soit que le pénis manifestement issu de la coxa demeure encore visible (à des degrés divers), sa partie à découvert pouvant être sclérifiée, soit qu'il devienne complètement recouvert par suite de la jonction des sternites 7 et 8 (Guinot 1969a-c : 242, 250, 508, 697, figs 1-8, 33-39, 87, 96, 97, 104, 105, 109, 137-144, 146). Un cas très avancé est montré par le genre *Australocarcinus* Davie, 1988 où le pénis est logé dans une invagination du sternite 8 et sort très loin de la coxa de P5 (Davie & Guinot 1996 : 278, 285, figs 3G, 7).

Contrairement aux interprétations inexactes et inappropriées de De Saint Laurent (1980), malheureusement reproduites par Rice (1981a : 288), c'est dès 1979 que Guinot (1979a, 1979b) a montré, dessins à l'appui, que la disposition coxo-sternale était une variante de Crabes fondamentalement hétérotrêmes. Il était bien souligné dès cette époque que l'orifice coxo-sternal dérivait d'un orifice primitivement coxal (d'où, du reste, cette appellation d'orifice coxo-sternal alors créée). Des exemples concrets démontraient que, chez les formes les plus évoluées d'un taxon (Leucosiidae et Goneplacidae), l'élargissement du sternum nécessitait une ouverture péniale au voisinage des pléopodes mâles (Guinot 1979a : 189, 195, 196, 216-218, figs 45, 55). Dans le cas d'une disposition « intermédiaire », il s'agissait chaque fois d'un passage vers un état dérivé mais toujours au sein des Heterotremata. C'est pourquoi ont été conservées, parmi les Heterotremata, toutes les formes à orifice coxo-sternal (Ethusinae, *Leucosia*), comme des représentants les plus avancés dans chaque groupement où se manifeste la tendance à une disposition coxo-sternale. Pour la même raison, nous proposons aujourd'hui de rattacher les Pinnotheridae et les Cryptochiridae aux Heterotremata.

Remarques taxonomiques et phylogénétiques

Les synapomorphies des Hymenosomatidae sont nombreuses : rainure hyménosomienne (autapomorphie) ; sternum thoracique très élargi au niveau des sternites 4-8 ; toutes les sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8 complètement interrompues, séparées par un très large espace et donc latérales ; absence de phragmes squelettiques dans la partie médiane du plastron ; face interne du sternum thoracique complètement dégagée dans sa partie médiane, ce qui permet le creusement d'une profonde cavité chez la femelle et même la mise en place d'une poche incubatrice remontant jusqu'au niveau de la paroi céphalothoracique ; squelette endophragmal extrêmement aplati, très régulièrement compartimenté, séparé en deux parties réunies par une lame de jonction elle-même très régulière ; localisation très antérieure des vulves dans la partie indivise du plastron ; abdomen mâle jamais composé de plus de six éléments : au maximum cinq segments + telson, ce dernier étant fusionné au segment 6 (pléotelson) ; en conséquence, fossettes abdominales de l'appareil bouton-pression ayant une place inusitée car apparaissant sur le dernier élément de l'abdomen (à la base du pléotelson) au lieu du segment 6 ; crochets de l'appareil bouton-pression situés dans la partie indivise du plastron, avec une position (postérieure) ne paraissant pas correspondre au sternite 5 (qui les porte habituellement chez les Brachyoures) ; ori-

fice génital mâle coxo-sternal et non pas coxal.

Pour certains caractères (dont l'homologie ne fait pas de doute), les différents états peuvent être résolus en séries de transformations. Des grades évolutifs différents sont bien représentés pour les caractères suivants :

1. Localisation de l'orifice urinaire, situé à la base du segment basal antennaire ou bien noyé au milieu d'un large épistome.

2. Position de l'orifice génital mâle, proche de la coxa de P5 ou plus sternal.

3. Réduction du nombre des segments de l'abdomen mâle et femelle.

4. Morphologie des Mxp3, de pédiformes à operculiformes.

Le recours à l'orifice sexuel mâle, déplacé en position plus ou moins sternale, devra être envisagé de façon systématique chez tous les Hymenosomatidae.

Il est aisé de se baser sur l'état du caractère de l'abdomen. Le stade initial avec six segments plus le telson ne semble présent que très exceptionnellement et seulement chez l'immature. Le plan de base chez les Hymenosomatidae comporte toujours un pléotelson par soudure du telson avec le segment 6. La condition plésiomorphe correspond donc, dans les deux sexes, à cinq pléomères distincts + pléotelson, souvent avec, chez le mâle, la présence de plaques intercalaires représentant les uropodes vestigiaux. La condition apomorphe compte seulement trois pléomères, le dernier pouvant inclure le pléotelson (mâle de *Crustaenia*). Faisant remarquer combien de dispositions diverses existent chez les Hymenosomatidae, Ng (1988 : 277) préfère, dans un premier temps, ne pas accorder trop d'importance à la morphologie de l'abdomen mais suspecte sa valeur en tant que critère phylogénétique.

La connaissance des caractères sujets à changement, et celle de la direction de ce dernier, permettent de rendre compte de la combinaison des caractères plésiomorphes et plus ou moins fortement apomorphes. Par exemple, nous constatons qu'un Mxp3 operculiforme peut se rencontrer chez une espèce ayant un abdomen avec peu de fusions segmentaires et qu'un Mxp3 encore relativement étroit se retrouve chez des formes où de nombreux pléomères abdominaux sont soudés.

Des maxillipèdes externes complètement pédiformes, de type appendiculaire, caractérisent les genres *Hymenicoides* (Fig. 3A) et *Cancrocaeca*, genres parmi les plus primitifs. Des maxillipèdes externes encore relativement étroits se trouvent chez *Hymenosoma orbiculare* Desmarest, 1825 (Fig. 3B), tandis qu'un large espace les sépare chez *Neorhynchoplax demeloi* (Kemp, 1917) (Fig. 3E) et que des Mxp3 largement ou complètement operculiformes caractérisent respectivement *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (Fig. 3C) et *Elamena xavieri* Kemp, 1917 (Fig. 3D).

La morphologie des pléopodes 1, toujours d'une grande valeur phylogénétique chez les Brachyoures – et chez les Arthropodes en général – est aussi extrêmement diverse chez les Hymenosomatidae, mais le morphocline basé sur ce caractère demeure pour l'instant difficile à polariser.

Chez tous les Hymenosomatidae, le sternum thoracique est élargi, avec les sutures 4/5 et 7/8 assez largement interrompues et latérales (apomorphie). Mais les importantes différences constatées entre les genres pour d'autres caractères, parfois même entre les espèces d'un même genre, laissent supposer une dimension non entrevue du groupe. Cependant, nous ne mettons pas en doute la monophylie de la famille, à l'intérieur de laquelle aucun découpage sous-familial n'a été tenté à ce jour.

Des relations phylogénétiques peuvent être déduites de la répartition des états de caractères parmi la centaine d'espèces connues. Quelques remarques préliminaires peuvent être formulées.

Le genre *Cancrocaeca* montre la disposition la moins avancée de tous les Hymenosomatidae (localisation de l'orifice mâle encore à proximité de la coxa de P5 : Fig. 9A), à l'exception du fait que des plaques intercalaires ne sont pas différenciées sur le court et large abdomen mâle. *C. xenomorpha* est un crabe cavernicole, troglobie, d'Indonésie (Sulawesi, Maros), sans doute isolé depuis très longtemps dans le domaine souterrain. De nombreuses structures archaïques de la famille sont conservées ; mais il s'y surajoute tous les traits adaptatifs à la vie strictement hypogée, résultat d'une longue évolution. Dépigmenté, doté de péréiopodes thoraciques très

longs et grêles, cet Hymenosomatidae, le premier représentant de la famille à avoir été signalé dans les grottes, constitue chez les Brachyoures le cas le plus marqué de dégénérescence oculaire, puisqu'il n'y a plus ni yeux (même pas trace d'un reliquat du pédoncule ophtalmique), ni orbite.

Le genre *Hymenicoides* se place aussi parmi les genres primitifs, ainsi que l'indique son pléotelson trilobé chez *H. carteri* Kemp, 1917 (Fig. 4E) et chez *H. microrhynchus* Ng, 1995. Comme chez *Cancrocaeca*, les Mxp3 sont complètement pédiformes (Fig. 3A), l'orifice mâle est encore proche de la coxa de P5, le rostre est absent ou vestigial, la rainure hyménosomienne de la face dorsale est complète vers l'avant, le Pl1 est court, très épais et fortement incurvé, avec un apex lobé complexe (*cf.* Ng & Chuang 1996, fig. 20H-I : *H. microrhynchus*). La ressemblance des Pl1 chez *Cancrocaeca* et *Hymenicoides* est frappante. *H. naiyanetri* (Chuang *et* Ng, 1991), aux Mxp3 pédiformes mais aux Pl1 un peu différents et au telson moins distinctement trilobé (Ng 1995), devrait-il être réintégré dans son genre d'origine particulier, *Limnopilos* Chuang *et* Ng, 1991 ? En tout état de cause, *Cancrocaeca* et *Hymenicoides* (? et *Limnopilos*) sont étroitement apparentés.

La proximité de deux autres genres est indiscutable : *Amarinus* et *Odiomaris*, tous deux à abdomen mâle et femelle 5-segmenté et avec, chez le mâle, des plaques intercalaires, mobiles ou différenciées à des degrés divers. Ces deux genres possèdent un rostre simple (Lucas 1980 : 200) et séparé de la face dorsale par la rainure hyménosomienne (complète en avant), ainsi qu'un Pl1 court (mais moins incurvé que dans les deux genres précédents) et à apex complexe. Est-ce à dire que la disposition où la face dorsale de la carapace est en continuité avec le rostre, par exemple dans les genres *Elamena* A. Milne Edwards, *Trigonoplax* de Haan et *Crustaenia* Ng *et* Chuang, représente l'état apomorphe ? On notera les similitudes du Pl1 mâle chez *Trigonoplax* (*T. longiformis*, *cf.* Lucas 1980, fig. 9I, J) et chez l'espèce-type du genre *Elamena*, *E. mathaei* (Desmarest, 1825). Quant au Pl1 (*cf.* Gordon 1940 ; Lucas 1980), le genre *Elamena* ne paraît pas homogène, et le statut des espèces non conformes à l'espèce-type devra être revu.

Dans le genre *Amarinus*, une espèce telle qu'*A. laevis* (Targioni Tozzetti, 1877) paraît primitive, bien que les sutures délimitant les plaques intercalaires de l'abdomen mâle soient devenues à peine discernables.

Le genre *Hymenosoma* se place également parmi les Hymenosomatidae primitifs si l'on considère la localisation de l'orifice urinaire à la base du segment basal antennaire chez *H. depressa* Jacquinot, 1853, ce qui est en relation avec la présence d'un épistome très réduit (Fig. 3B). Chez *H. hodgkini* Lucas, 1980, Lucas (1980 : 170, fig. 7I) signale sur l'abdomen mâle de « petites pièces intercalaires » apparentes qui sont – semble-t-il – absentes chez les autres *Hymenosoma*. Le Pl1 mâle distingue manifestement *H. hodgkini* (*cf.* Lucas 1980, fig. 10C) à la fois d'*H. orbiculare* (*cf.* Barnard 1950, fig. 15a, b) et d'*H. depressa* (*cf.* Melrose 1975, fig. 58F-H). Les traits de l'espèce-type *H. orbiculare* (*cf.* Lucas 1980 : 166), de l'océan Indien, n'étant – semble-t-il – pas retrouvés chez *H. depressa*, endémique de Nouvelle-Zélande, peut-être l'appellation *Cyclohombronia* créée par Melrose 1975 (109, 110) pour cette espèce se justifie-t-elle. Déjà bien discuté par Lucas (1980, tabl. 1), le statut d'*Hymenosoma hodgkini*, d'Australie, reste à préciser.

Le statut des nombreuses espèces attribuées au genre *Halicarcinus* White nous semble également mériter une révision, seules devant être conservées dans le genre les formes dont le Pl1 mâle est similaire à celui de l'espèce-type *H. planatus* (Fabricius) (*cf.* Garth 1958, fig. 1A, B).

Les genres les plus avancés d'Hymenosomatidae sont *Neorhynchoplax* et, surtout, *Crustaenia*, monospécifique. Le genre *Neorhynchoplax* [espèce-type : *N. introversa* (Kemp, 1917), *fide* Holthuis 1968 – et non *N. alcocki* (Kemp, 1917) *fide* Sakai 1976], englobé dans *Elamenopsis* par Lucas (1980 : 190), a heureusement été ressuscité par Ng & Chuang (1996 : 55), qui signalent des divergences entre les espèces, notamment dans la forme du rostre, l'ornementation des bords de la carapace et du dactyle des pattes ambulatoires. En effet, *Neorhynchoplax* demeure encore hétérogène. L'*Elamenopsis thorsborneorum* Lucas *et* Davie, 1982, rapportée au genre *Neorhynchoplax* par Ng (1995 : 14), se rapproche beaucoup du

genre *Crustaenia*, ainsi que l'ont fait remarquer Ng & Chuang (1996 : 19). Comme chez d'autres espèces du genre *Neorhynchoplax* (telle que *N. mangalis*), la femelle de *N. thorsborneorum* a des pléopodes très réduits, non fonctionnels, et elle incube ses œufs dans une cavité entre le céphalothorax et l'abdomen (cf. *supra*, Fig. 8E).

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

Chez les Hymenosomatidae, le développement larvaire est abrégé (pas plus de trois stades zoés) ou direct (formes d'eau douce), avec des cas extraordinaires d'ovoviviparité stricte chez certaines espèces (Lucas 1980 ; Ng & Chuang 1996). La réduction ou l'absence de stades larvaires conduit à une restriction de la dispersion, ce qui permet d'augmenter la survie et d'accroître la fécondité. Il n'y a pas non plus de stade mégalope (Broekhuysen 1955 : 314, fig. 2). Boschi *et al.* (1969) ont décrit une mégalope chez *Halicarcinus planatus*, mais l'absence de vrai stade mégalope et son remplacement par une « post-larve » ont été discutés par Richer de Forges (1977 : 109). Ce premier stade crabe (Fig. 10E) est caractérisé par l'abdomen complètement rabattu sous le céphalothorax et par l'absence d'appendices abdominaux pour la locomotion. De même, Wear & Fielder (1985 : 37) considèrent qu'il n'y a de vraie mégalope chez aucune espèce d'Hymenosomatidae : les juvéniles, qualifiés de « *spidery* » et qui utilisent leurs très longues pattes ambulatoires pour nager, sont néanmoins récoltés dans le plancton (de Nouvelle-Zélande). L'absence, même à l'état de bourgeons, de pléopodes, au moins chez les zoés II et III, et, aussi, l'absence d'uropodes sont confirmées (*ibid.* : 38). Wear & Fielder (*ibid.* : 83) incluent les Hymenosomatidae dans leur clef d'identification des mégalopes de Brachyoures, compte tenu qu'il s'agit là, non d'une vraie mégalope mais d'une post-larve. La mégalope des Brachyoures se caractérise par des pléopodes, la post-larve des Hymenosomatidae est décrite avec des « *setose natatory pleopods absent on abdominal segments* ». Il conviendrait donc de comparer la post-larve des Hymenosomatidae et le premier stade crabe des autres Brachyoures. Chez tous les Hymenosomatidae, l'abdomen des zoés et des stades successifs ne comporte que cinq segments + pléotelson. La plupart des Brachyoures possèdent un développement avec zoés et mégalope. Cependant, certains ont une mégalope mais pas de zoés, et d'autres ni zoés ni mégalope. Les Hymenosomatidae constitueraient la seule famille de Crabes où le développement comporte des zoés mais pas de mégalope.

De leurs études sur les larves hyménosomiennes, Aikawa (1929) et Gurney (1942 : 279) ont conclu à des affinités avec les larves pinnothériennes, mais aussi à des ressemblances avec les larves leucosiennes. Lucas (1980 : 152) a résumé les principaux caractères des zoés, notamment le telson généralement très allongé et la furca caudale courte et rectiligne, avec trois paires d'épines rapprochées (Fig. 10A, B).

D'après Rice (1980 : 314), la combinaison des caractères larvaires rencontrée chez les Hymenosomatidae les distingue non seulement des larves des Majidae (où le développement ne comporte que deux stades zoés) mais aussi de tous les Brachyoures, à l'exception de certains Leucosiidae et Dorippidae. Rice (1980 : 315) pense que la tendance très nette des Hymenosomatidae à une réduction de l'armature de la carapace et de l'abdomen ainsi que la simplification des appendices céphalothoraciques sont des caractères larvaires très avancés et suggèrent un niveau comparable à celui des Pinnotheridae et des Leucosiidae. À ce propos, Rice (*ibid.*) qualifie ces deux dernières familles de « *the most advanced catometopous families* ». Nous avons rappelé plus haut que tous les membres des Leucosiidae, même les plus avancés, doivent être rattachés aux Heterotremata (Guinot 1978, 1979a, b). De même, nous proposons ici d'exclure tous les Pinnotheridae des Thoracotremata pour les incorporer aux Heterotremata. Parmi les traits partagés par les zoés d'Hymenosomatidae et de Pinnotheridae, Rice (1981a : 294) cite l'exopodite de l'antenne réduit, la sétation réduite de la maxillule et de la maxille ; en revanche, le nombre de segments de l'abdomen est de cinq chez la zoé de tous les Hymenosomatidae, chez une partie seulement des Pinnotheridae. D'autres caractères des zoés s'avèrent moins avancés chez les Hymenosomatidae : l'article proximal de l'endopodite de la maxillule avec une soie, au lieu

d'inerme chez les Pinnotheridae, l'endopodite de la maxillule avec cinq soies, au lieu de trois seulement chez les Pinnotheridae, l'endopodite de Mxp2 avec trois articles, au lieu de deux seulement chez les Pinnotheridae, l'article basal de l'endopodite de Mxp1 avec trois soies, au lieu de deux chez les Pinnotheridae.

Par ailleurs, d'autres caractères révèlent l'extrême spécialisation des Hymenosomatidae, par exemple la réduction de l'endite coxal de la maxille, l'absence de pléopodes à tous les stades, et la suppression du stade mégalope. La conclusion de Rice (1981a, b, 1983) selon laquelle les Hymenosomatidae apparaissent, parmi les Thoracotremata, comme une lignée évolutive s'étant séparée à un stade très précoce et n'ayant pu être à l'origine d'aucun thoracotrème existant, se rectifie d'elle-même si l'on admet les

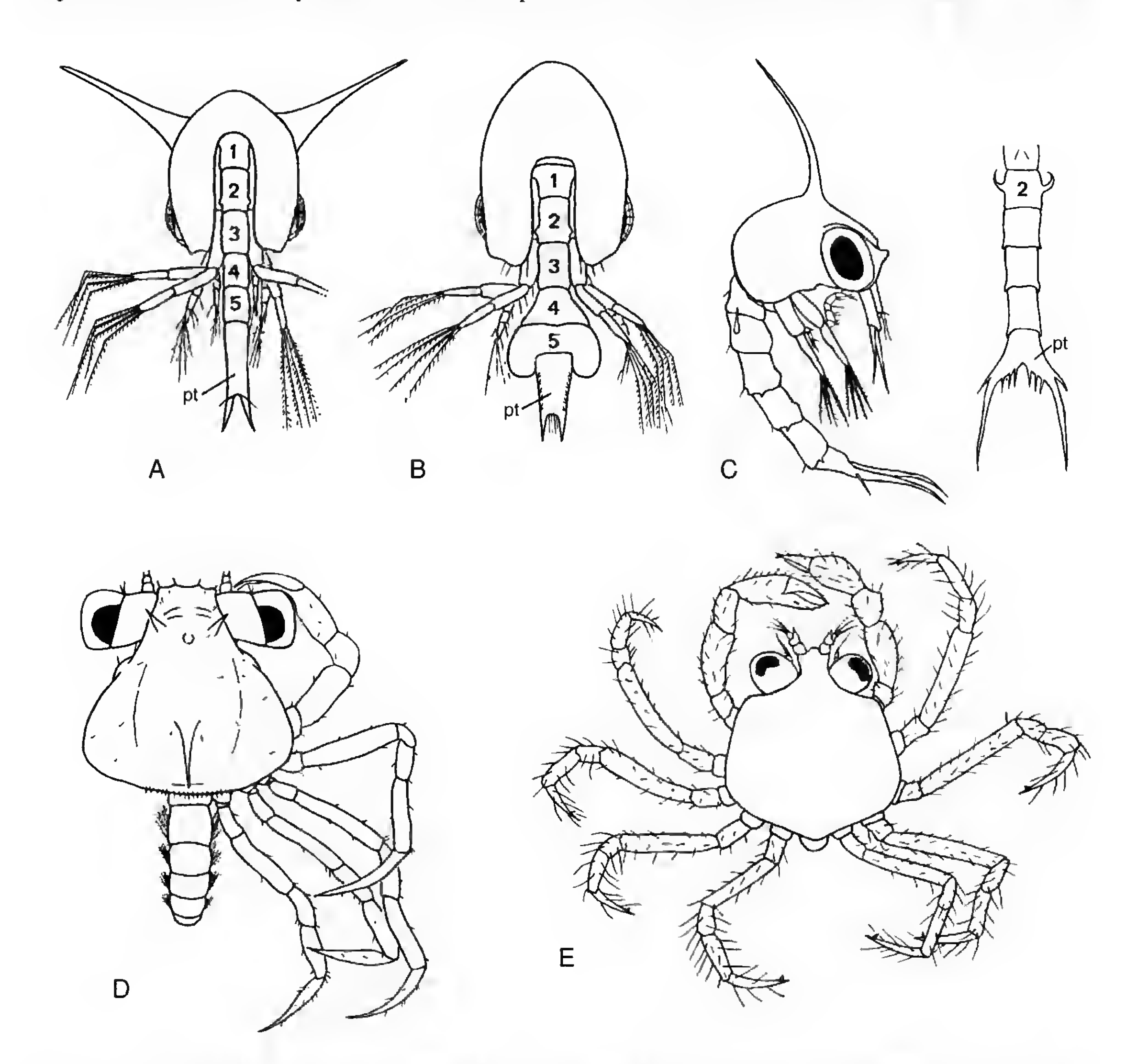


Fig. 10. — **A-C**, zoé I chez les Hymenosomatidae *Hymenosoma depressa* Jacquinot (**A**) et *Elamena producta* Kirk (**B**), et chez l'Inachoididae *Anasimus latus* Rathbun (**C**, avec l'abdomen en détail) (A et B d'après Wear & Fielder 1985, respectivement figs 110 et 121, et C d'après Sandifer & Van Engel 1972, fig. 1A) ; **D**, mégalope d'*Anasimus latus* Rathbun (d'après Sandifer & Van Engel 1972, fig. 3A) ; **E**, premier stade crabe chez *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (d'après Boschi *et al.* 1969, fig. 7). **pt**, pléotelson ; **1-5**, segments abdominaux 1-5.

Hymenosomatidae non plus comme des thoracotrèmes mais comme des hétérotrèmes avancés.

D'autres travaux consacrés au développement larvaire des Hymenosomatidae (Muraoka 1977 ; Terada 1977 ; Tirmizi & Kazmi 1991) confirment l'originalité des zoés hyménosomiennes. Dans une note de Fukuda (1981) sur le développement de *Trigonoplax unguiformis* (de Haan), on peut suivre la croissance de l'abdomen dans les deux sexes et la migration de la paire de branchies du somite 4 (du chélipède), qui passe du type arthrobranchial (à la jonction de l'appendice et du corps) au type pleurobranchial. En outre, chez les trois stades zoés d'*Elamena cimex* Kemp, 1915, la carapace est formée de trois plaques séparées et localement munies de soies sur les bords, particularité unique chez les Brachyoures et chez les Décapodes (Krishnan & Kannupandi 1988) .

Wear & Fielder (1985 : 38, 82, 83) font ressortir que deux types de zoés existent chez les Hymenosomatidae. Les unes, souvent inermes, possèdent un telson très long et presque rectangulaire. Ce type de zoés à long telson existe chez *Halicarcinus* et *Hymenosoma* (Fig. 10A, *H. depressa* Jacquinot, zoés avec des épines). Les autres zoés, à l'inverse souvent pourvues d'épines, montrent un élément terminal (que nous homologuons à un pléotelson) plus court, tandis que le segment abdominal précédent est élargi et s'avance de chaque côté sous forme de deux proéminences qui viennent coiffer le dernier élément. Ce type de zoés existe chez *Neohymenicus* et *Elamena* (Fig. 10B, *E. producta* Kirk, 1979, zoés inermes).

Williamson & Rice (1996 : 279, 280, 284, 285) ont attribué les « anomalies larvaires » de certains groupes au transfert larvaire. Cette hypothèse fournit, selon ces auteurs, la meilleure explication à la disparité morphologique constatée entre adulte et stade larvaire. Williamson & Rice (*ibid.*) suggèrent que l'ancêtre des Hymenosomatidae aurait d'abord eu un développement direct, sans zoés ni mégalope, puis acquis une phase zoé à la suite d'une hybridation avec une autre famille de Brachyoures.

En tout état de cause, la place très avancée attribuée dans le présent article aux Hymenosomatidae parmi les Heterotremata (tableau 1) et la mise en évidence de leurs relations avec les Inachoididae (Majoidea) (cf. *infra*) seront de nouveaux éléments à prendre en compte pour expliquer leurs caractéristiques larvaires.

FOSSILES

À notre connaissance, aucune forme fossile n'a pu être rapportée aux Hymenosomatidae (Beurlen 1929 ; Balss & Gruner 1961 : 1815), et Glaessner (1969) ne cite pas la famille dans son traité. Le test très faiblement calcifié, l'aplatissement de la carapace ainsi que la petite taille des animaux expliquent cette absence.

Famille INACHOIDIDAE Dana, 1851

HISTORIQUE

Le groupement des Oxyrhynques, établi par Latreille (1803) pour contenir le genre *Maja* Lamarck, 1801 et, en outre, d'autres crabes bien différents ainsi que des Anomoures, a été bien circonscrit par H. Milne Edwards (1834 : 263, 266). Le vaste groupe des Oxyrhyncha Samouelle, 1819, divisé en Majidae Samouelle, 1819, Parthenopidae MacLeay, 1838 et Hymenosomatidae MacLeay, 1838, restera longtemps considéré comme un groupe naturel, et comme l'une des grandes composantes des Brachyoures (Rathbun 1925 ; Balss 1957 ; Garth 1958 ; Griffin 1966 ; Glaessner 1969). Guinot (1978) propose le rejet d'Oxyrhyncha et utilise le niveau de superfamille pour les anciens Majidae, séparant des Majoidea les Parthenopoidea, d'une part, et les Hymenosomatoidea, d'autre part. Mais le groupement Oxyrhyncha continue à être maintenu, par exemple par Barnes & Harrison (1991 : 5).

À l'intérieur des Majidae Samouelle, 1819, le nombre de subdivisions reconnues atteint la cinquantaine (pour leur liste, *cf.* Manning & Holthuis 1981 : 253). Mais Griffin & Tranter (1986) ne reconnaissent que sept sous-familles indo-pacifiques, autant que Garth (1958) pour les représentants de la côte pacifique américaine. Pour ces auteurs, cinq sous-familles reçoivent le même nom : Oregoniinae, Inachinae, Pisinae, Majinae, Mithracinae, tandis que deux sont nommées différemment, Tychinae (*in* Griffin & Tranter = Ophthalmiinae *in* Garth) et Epialtinae (*in*

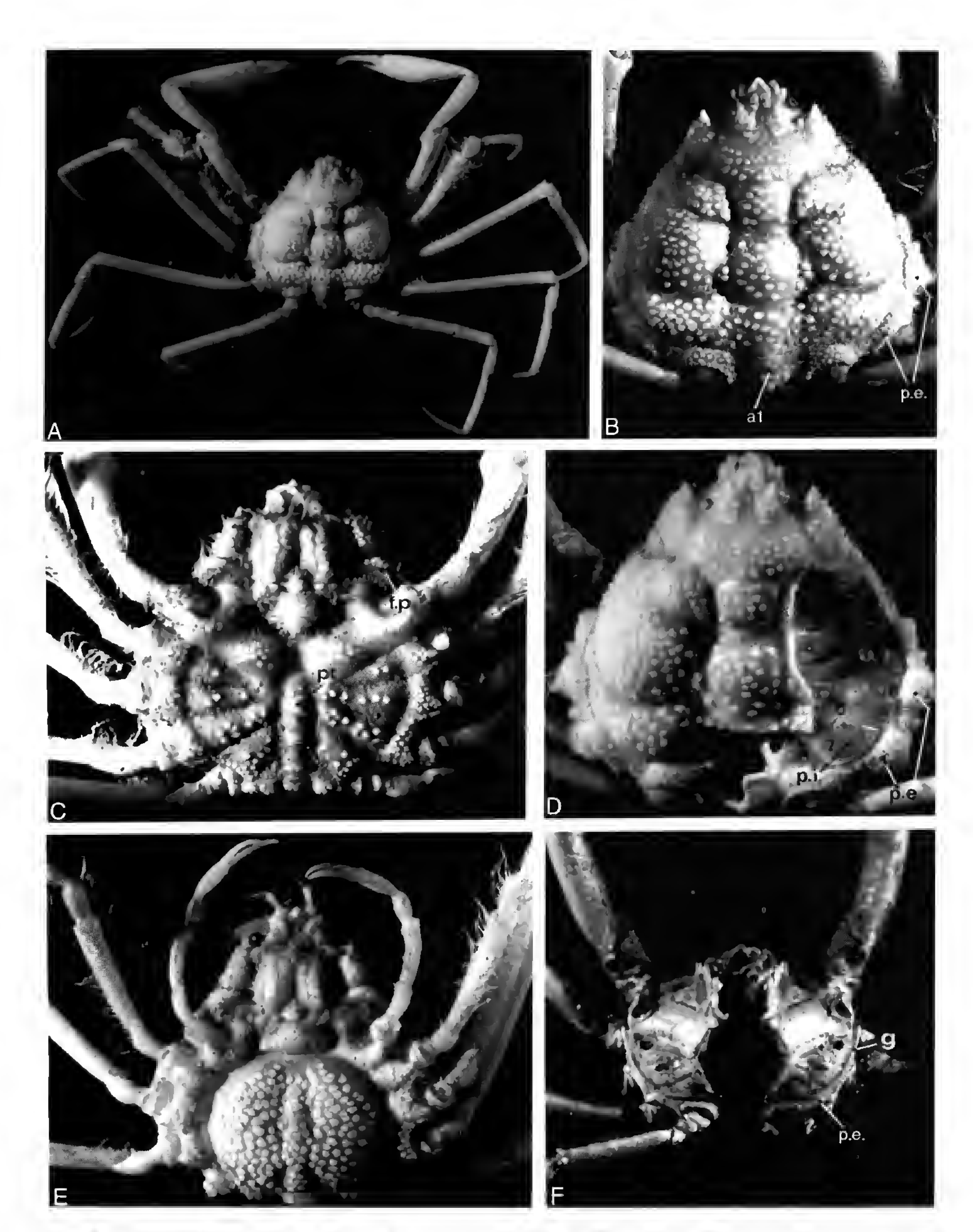


FIG. 11. — Inachoididae. A-E, *Paradasyglus tuberculatus* (Lemos de Castro) ; A, vue d'ensemble ; B, vue dorsale, avec la partie latéro-externe des pleurites et le segment abdominal 1 ornementés comme la carapace ; C, ♂, face ventrale ; D, carapace en gros plan, découpée à droite découvrant un ensemble des pleurites, avec leur partie interne normalement recouverte et, en continuité, leur partie externe exposée et ornementée ; E, ♀, face ventrale. F, *Inachoides microrhynchus* H. Milne Edwards et Lucas, après enlèvement de la carapace, ensemble des pleurites et gouttière de sertissage de la carapace. **a1**, segment abdominal 1 ; **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **g**, gouttière de sertissage de la carapace ; **pt**, pléotelson ; **p.e.**, partie latéro-externe des pleurites ; **p.i.**, partie interne des pleurites ; **4-8**, pleurites 4-8.

Griffin & Tranter = Acanthonychinae *in* Garth).
D'après la morphologie larvaire, Ingle (1976) considère six sous-familles de Majidae : Oregoniinae, Acanthonychinae, Inachinae, Pisinae, Majinae, Ophthalmiinae, et il sépare les Inachinae en deux groupes. Pour Rice (1988 : 32), la morphologie des mégalopes supporte les conclusions fondées sur les zoés et sur les adultes et indique la monophylie du groupe où, par exemple, les Inachiens combinent traits primitifs et traits avancés. Se fondant sur la morphologie des zoés, Clark & Webber (1991 : 1275, tabl. 5) ne distinguent plus que quatre grandes familles à l'intérieur des Majoidea : Oregoniidae, Macrocheiridae, Majidae, Inachidae, sans indication des sous-familles incluses.
Lorsque les Hymenosomatidae sont exclus des Majoidea, ces derniers deviennent homogènes en ce qui concerne le gonopore mâle, qui est toujours coxal, et ils sont sans conteste des Heterotremata.

ÉLÉMENTS DE MORPHOLOGIE
Nous proposons d'ajouter (au moins) une famille supplémentaire aux Majoidea, celle des Inachoididae Dana. Drach & Guinot (1982 : 715-720 ; 1983 : 37-42 ; *cf.* aussi Guinot 1984 : 378-381) ont découvert chez le genre *Paradasygius* Garth, 1958 (espèce-type : *Microrhynchus depressus* Bell, 1835) des caractères très particuliers (Figs 11A-E, 13, 14), qui constituent autant d'apomorphies. La mise en évidence de traits similaires chez divers autres genres américains, pour la plupart jusqu'alors attribués aux Inachinae, a conduit à envisager le regroupement de tous ces Crabes dans un taxon unique. C'est pourquoi l'ancienne appellation d'Inachoidinae Dana, 1851 a été réhabilitée et élevée au rang de famille, soit Inachoididae. À notre connaissance, Melo (1996 : 167, 191) est l'un des seuls carcinologistes récents à distinguer la sous-famille des Inachoidinae. Se fondant sur le caractère des orbites (presque complètes, mais mal délimitées) et de l'article basal antennaire (étroit) dans la faune sud-américaine, il attribue à ce taxon les mêmes genres que ceux retenus par Drach & Guinot (1983) sur d'autres critères.

Nous avons caractérisé les Inachoididae en tout premier lieu par leurs pleurites presque horizontaux et par l'existence de connexions morphologiques concernant certaines parties fondamentales du squelette :
1. Dépassement de la portion latéro-externe des pleurites de chaque côté de la carapace, avec un relief cuticulaire semblable à celui de cette dernière ; de ce fait, région latéro-externe des pleurites visible extérieurement sous forme de plaques pleurales (Figs 11B, 12A, B) ;
2. Insertion, avec sertissage, de la carapace dans une gouttière séparant les deux portions des pleurites, ceux qui sont recouverts « normalement » et ceux à découvert, visibles dorsalement, calcifiés et ornementés comme la carapace (Fig. 11D, F) ;
3. Entre les péréiopodes, développement de trabécules pleuro-sternales, qui réunissent le bord latéro-externe des pleurites au bord externe des sternites (Fig. 13C) ;
4. Intégration du premier segment de l'abdomen au céphalothorax, dans le même plan que la face dorsale de la carapace et avec une ornementation similaire, la ligne de séparation paraissant faiblement ankylosée (par exemple chez *Paradasygius*, Fig. 11B) ;
5. Connexions particulières carapace-squelette, notamment présence de piliers verticaux qui soudent le système squelettique à la face interne de la carapace (Fig. 11D, F). Une telle soudure, qui ne semble pas exister chez d'autres Crabes, constituerait un état dérivé (Secretan comm. pers.).
La carapace ne recouvre pas la zone d'insertion des péréiopodes et ne montre aucun repli latéro-ventral, d'où l'absence d'un vrai branchiostégite. La face dorsale de la carapace offre un contour apparent trompeur car ses bords peu perceptibles se confondent, à première vue, avec la zone exposée des pleurites et avec le pléomère 1 qui arborent les mêmes différenciations cuticulaires que la face dorsale elle-même. Dans leur partie latéro-externe calcifiée ornementée, les pleurites sont si semblables au reste du corps et la gouttière de sertissage de la carapace est parfois si peu apparente que le dessin par Melo (1996 : 205) d'*Euprognatha gracilipes* (A. Milne Edwards, 1878) montre une face dorsale indivise. Seul un examen attentif (Fig. 15F) permet de déceler

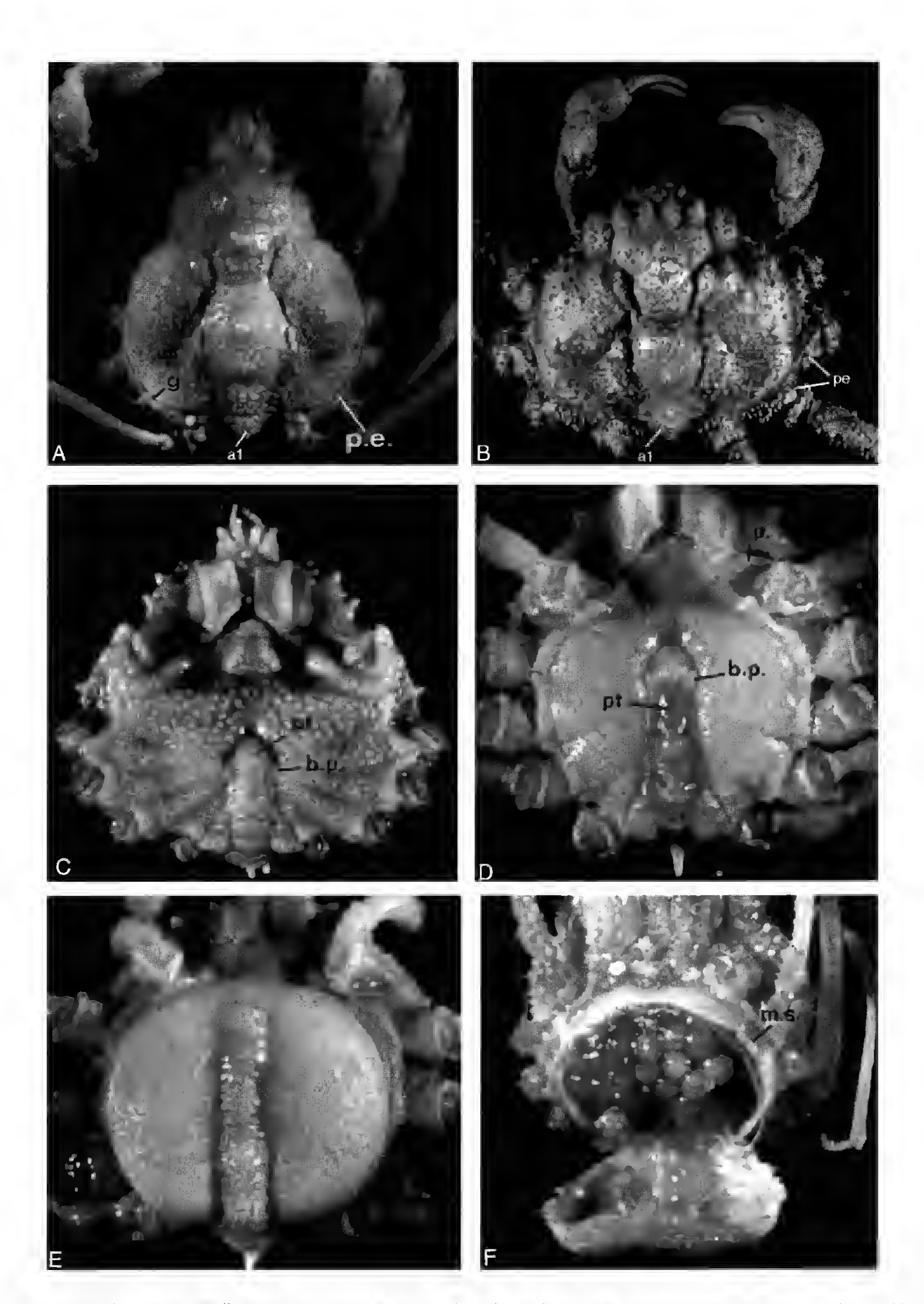


FIG. 12. — Inachoididae. **A**, *Collodes robustus* Smith, face dorsale de la carapace. **B**, *Leurocyclus tuberculosus* (H. Milne Edwards *et* Lucas), face dorsale de la carapace et chélipèdes. **C**, *Euprognatha bifida* Rathbun, ♂, face ventrale avec l'emplacement des fossettes de l'appareil bouton-pression. **D**, *Anasimus latus* Rathbun, ♂, face ventrale. **E**, *idem*, ♀, face ventrale avec sa cavité incubatrice. **F**, *Euprognatha rastellifera acuta* A. Milne Edwards, cavité incubatrice entrouverte pour montrer les œufs, gros et en petit nombre. **a1**, segment abdominal 1 ; **b.p.**, appareil bouton-pression de l'abdomen ; **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **g**, gouttière de sertissage de la carapace ; **m.s.**, muraille sternale ; **pt**, pléotelson ; p.e., partie latéro-externe des pleurites.

l'emplacement de la gouttière et de distinguer chaque pleurite externe bien individualisé. Les figures par Melo (1996) d'autres Inachoididae, par exemple des genres *Anasimus*, *Collodes* ou *Arachnopsis*, montrent bien le sillon qui sépare la carapace *stricto sensu* de la partie latéro-externe califiée des pleurites, au-dessus des coxae des P2-P5.

Le cas de pleurites apparents est très rare chez les Brachyoures. Font exception les Raninoidea, les anciens Gymnopleura Bourne, 1922 où la condition « pleurites découverts » est une synapomorphie du groupe. Garth (1958 : 80) est le seul à avoir mentionné la présence de « plaques épimérales » chez *Paradasygius*.

Nous n'insistons pas ici sur l'interprétation selon laquelle la partie exposée des pleurites pourrait correspondre à une précoxa. On considère parfois ce tout premier article de l'appendice comme n'ayant pas disparu et comme s'étant incorporé aux pleurites thoraciques chez certains Décapodes (Hansen 1893, 1925) ou comme une partie sclérifiée de la paroi du corps, et non comme un véritable article appendiculaire (Gruner 1993).

En plus des cinq points mentionnés plus haut, les Inachoididae montrent de nombreuses particularités des synapomorphies, pour la plupart :

6. Très fort aplatissement du corps correspondant à un squelette endophragmal très peu épais et localement soudé avec la carapace (Fig. 11D, F) ;

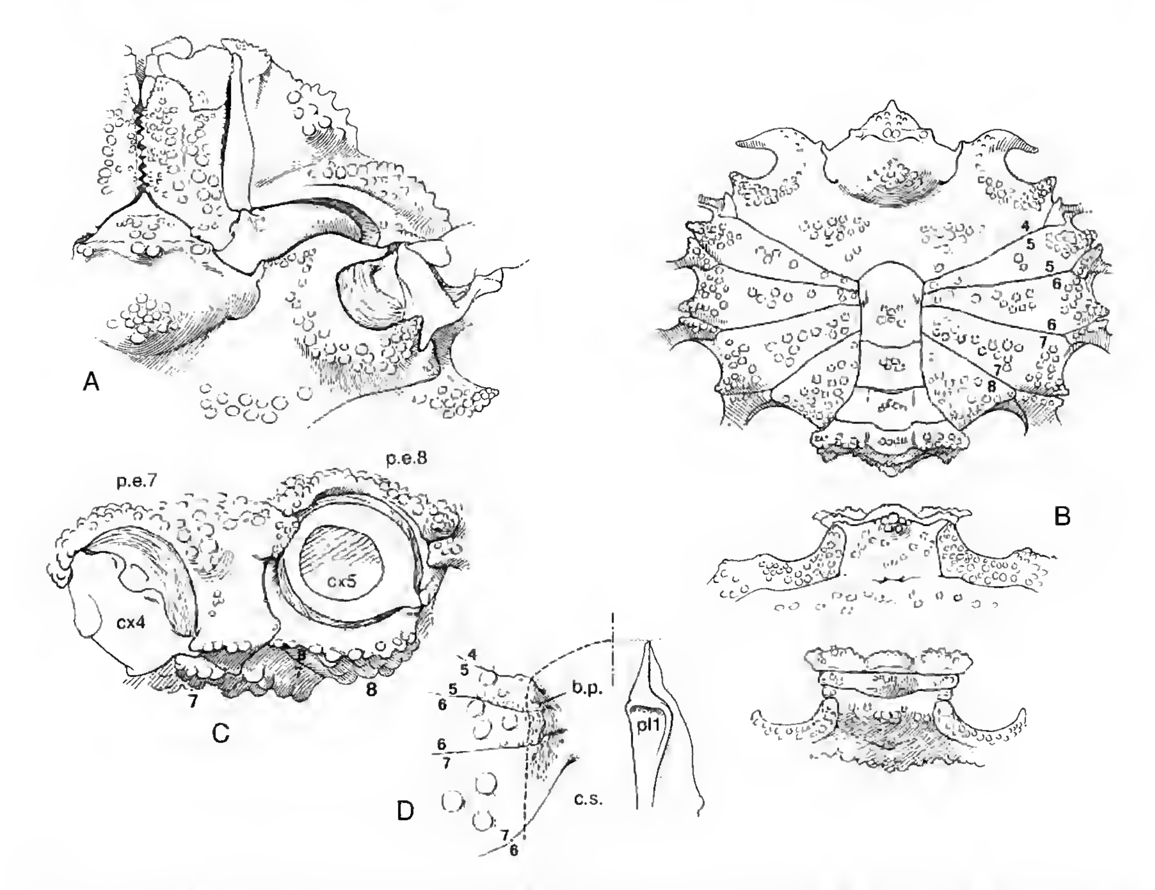


Fig. 13. — Inachoididae. *Paradasygius tuberculatus* (Lemos de Castro), ♂, Guyane française (MNHN-B 19509). **A**, Mxp3 et fente ptérygotomienne ; B, sternum thoracique et abdomen dessiné en trois parties ; **C**, trabécules pleuro-sternales ; **D**, emplacement des crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen. **b.p.**, crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen ; **cx4**, **cx5**, coxa de P4, de P5 ; **c.s.**, cavité sterno-abdominale ; **pl1**, premier pléopode mâle ; **p.e.7**, **p.e.8**, partie latéro-externe des pleurites 7 et 8 ; **4/5-7/8**, sutures sternales thoraciques 4/5-7/8.

7. Face dorsale de la carapace (Figs 11B, 12A, B, 15F) profondément sillonnée et dénuée de soies en crochet, typiques de nombreux Majidae ;
8. Sternum thoracique étroit au niveau de l'écusson antérieur qui pénètre entre les Mxp3, au contraire très élargi au niveau des segments 4-7 (Figs 11C, E, 12C, D, 13B, 14B) ; sternum se réunissant au ptérygostome par une avancée allongée et se prolongeant par des trabécules (pleuro-sternales) qui entourent les coxae des pattes ambulatoires (Fig. 13C) ;
9. Sutures sternales thoraciques toutes interrompues (Figs 11C, 12C, D, 13B, 14B) ;
10. Fente ptérygostomienne vaste, frangée de soies, fermée en avant du chélipède par l'avancée qui relie le plastron sternal thoracique au rebord ptérygostomien (Figs 11C, 12C, D, 13A, 14A), la ventilation respiratoire ne pouvant utiliser les voies habituelles en raison de l'insertion de la carapace sur les pleurites ;
11. Mxp3 avec une coxa et un épipodite très développés ;
12. Abdomen mâle composé au maximum de six éléments, le segment 6 étant soudé au telson, d'où formation d'un pléotelson, lequel est souvent très allongé (Figs 11C, 12D, 13B, 14B) ;
13. Crochets de l'appareil bouton-pression développés (Figs 12C, D, 13D, 14C), correspondant à des fossettes profondes situées sur le pléotelson, à des niveaux variables (Figs 12C, D) ;
14. Abdomen femelle jamais composé de plus de cinq segments, avec les segments 5-6 soudés et fusionnés au telson (formation d'un pléotelson) ;
15. Formation d'une large cavité incubatrice, par suite de l'élargissement du pléotelson en une large calotte discoïde (Figs 11E, 12E) ;
16. Modification du plastron sternal chez la femelle, le sternum se soulevant en une muraille (muraille sternale, Fig. 12F) sur laquelle s'emboîte cette calotte (tout au moins chez les genres dont nous avons examiné des femelles mûres) ;
17. Très gros œufs, peu nombreux (Fig. 12F) ;
18. Squelette endophragmal séparé en deux parties dorso-ventrales par la lame de jonction et formé également de deux parties exclusivement latérales (sauf au niveau de la selle turcique, peu individualisée), symétriques, régulièrement cloisonnées dans le plan longitudinal (Secretan sous presse).

Une synapomorphie majeure semble être la présence des deux piliers verticaux qui soudent le système endophragmal à la carapace : à partir de la face interne de la carapace, au niveau de la région métagastrique, ils traversent le squelette et rejoignent la face interne du sternum thoracique à la base de l'écusson sternal, c'est-à-dire au niveau du sternite 3.

Néanmoins, certains caractères se présentent à divers degrés, comme par exemple l'avancée du sternum vers le ptérygostome, laquelle est plus ou moins prononcée. Chez *Paradasygius tuberculatus* (Lemos de Castro) (Figs 11C, 13A), une avancée sternale complète isole la cavité arthrodiale du chélipède ; de même, chez *Batrachonotus nicolsi* Rathbun, 1894, *B. fragosus* Stimpson, 1871, *Arachnopsis filipes* Stimpson, 1871, *Euprognatha rastellifera* Stimpson, 1871, *E. bifida* Rathbun, 1893 (Fig. 12C), *Anasimus latus* Rathbun, 1894 (Fig. 12D), la jonction est totale, avec une fente ptérygostomienne complètement séparée de la cavité arthrodiale du chélipède. Chez *Paradasygius depressus* (Bell, 1835) (Fig. 14A), *Collodes leptocheles* Rathbun, 1894, *Pyromaia tuberculata* (Lockington, 1876), et dans le genre *Leurocyclus* Rathbun, 1897, se développe une languette sternale, qui n'atteint cependant pas le rebord ptérygostomien. Une étude détaillée de cette disposition s'avère nécessaire, à la fois chez les Inachoididae et chez les Inachidae.

Les trabécules (pleuro-sternales) qui entourent les coxae des pattes ambulatoires (Fig. 13C) ferment les cavités arthrodiales de celles-ci. Le passage de l'eau respiratoire ne peut se faire que par la très large fente ptérygostomienne. L'aplatissement du corps et la réduction extrême du branchiostégite aboutissent à une diminution de la capacité de la chambre branchiale et des branchies, particularités qui existent également chez les Hymenosomatidae.

Synonymie des Inachoididae Dana, 1851

Inachoidinae Dana, 1851a : 432.

Inachoididae – Dana 1851b ; 1852 : 83. – Neumann 1878 : 13. – Drach & Guinot 1983 : 37-42. – Guinot 1984 : 377. – Manning & Holthuis 1981 : 252 (cit.).

Salacinae Dana, 1851a : 430 ; 1852 : 81. – Brito

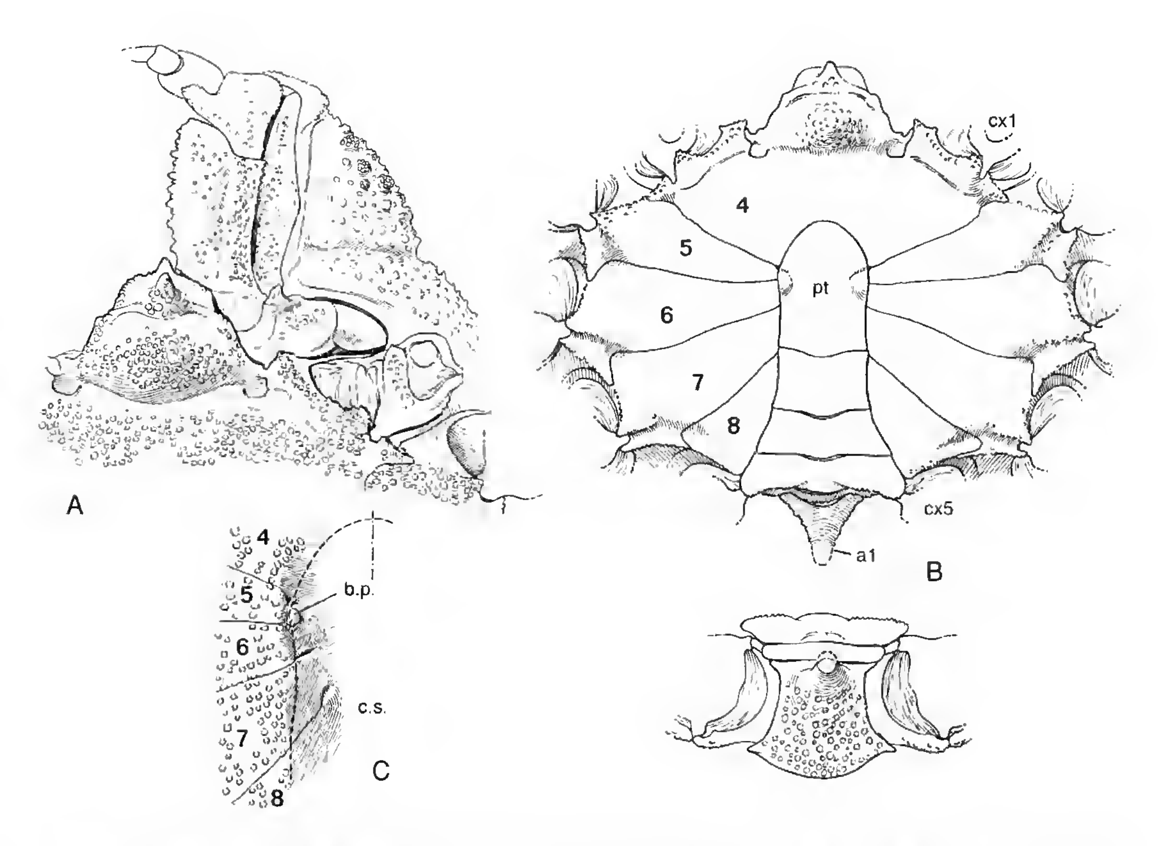


Fig. 14. — Inachoididae. *Paradasygius depressus* (Bell), ♂ (MNHN-B 20818). **A**, Mxp3 et fente ptérygostomienne ; **B**, sternum thoracique et abdomen dessiné en deux parties ; **C**, emplacement des crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen. **b.p.**, crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen ; **cx1**, **cx5**, coxa de P1, de P5 ; **c.s.**, cavité sterno-abdominale ; **pt**, pléotelson ; **4-8**, sternites thoraciques 4-8.

Capello 1871 : 264. – Manning & Holthuis 1981 : 252 (cit.).

Salaciinae – Guinot 1984 : 381.

Collodinae Stimpson, 1871 : 119. – Neumann 1878 : 12. – Manning & Holthuis 1981 : 252 (cit.).

Inachoidinae – Melo 1996 : 167, 191.

Genres inclus. — *Aepinus* Rathbun, 1925 (non examiné), *Anasimus* H. Milne Edwards, 1880, *Arachnopsis* Stimpson, 1871, *Batrachonotus* Stimpson, 1871, *Collodes* Stimpson, 1861, *Euprognatha* Stimpson, 1871, *Inachoides* H. Milne Edwards *et* Lucas, 1842 (genre-type), *Leurocyclus* Rathbun, 1897, *Paradasygius* Garth, 1958, *Pyromaia* Stimpson, 1871.

Remarques

Tous les genres en question étaient classiquement attribués aux Inachinae (sauf *Leurocyclus*). Par exemple, tous les Inachinae de la côte nord-américaine étudiés par Williams (1984 : 292), à l'exception des genres *Anomalothir* Miers, 1879, *Podochela* Stimpson, 1860, *Stenorhynchus* Lamarck, 1818, sont à soustraire des Inachidae. Les Inachoididae habitent tous les mers des côtes nord- et sud-américaines, compte tenu que *P. tuberculata* (Lockington, 1877) a été introduite en Asie de l'Est, en Nouvelle-Zélande (Furota 1996a, b) et en Australie (Morgan 1990).

Le cas du genre *Capartiella* Manning *et* Holthuis, 1981, d'Afrique occidentale, monospécifique avec *C. longipes* (Capart, 1951) (Monod 1956 : 537, sous le nom de *Physachaeus* ; Manning & Holthuis 1981 : 277), pose problème. Comme chez les Inachoididae, les bords de la face dorsale de la carapace (Fig. 15E), en arrière de P1, sont prolongés par une portion externe des pleurites. L'abdomen mâle offre un pléotelson par suite de

la soudure du segment 6 avec le telson. Les crochets de l'appareil bouton-pression sont extrêmement pointus (Fig. 15D). Les profondes fossettes correspondantes sont curieusement situées sur deux languettes détachées : émanant du dernier élément abdominal, elles paraissent presque mobiles (à vérifier sur d'autres individus) (Fig. 15G). L'abdomen femelle est composé de 5 segments (segment 6 soudé au telson). Mais tous ces caractères (sauf le débordement des parties latéro-pleurales) peuvent aussi bien indiquer un Inachidae (Fig. 15A-C). Chez *Capartiella* il faut citer des traits non inachoïdidiens, comme par exemple l'absence de large fente ptérygostomienne délimitée par une avancée du sternum, le Pl1 mâle (Forest & Guinot 1966, fig. 14) avec l'apex dilaté et l'ouverture située à l'extrémité d'un lobe développé. L'appartenance du genre *Capartiella* aux Inachoididae est douteuse. Le caractère « dépassement de la portion latéro-externe des pleurites de chaque côté de la carapace » ne serait donc pas exclusif des Inachoididae et pourrait se rencontrer chez certains Inachidae.

Développement larvaire

À notre connaissance, les stades de développement ont été étudiés chez deux espèces d'Inachoididae, *Anasimus latus* Rathbun (Sandifer & Van Engel 1972) et *Pyromaia tuberculata* (Lockington) (Webber & Wear 1981). Ces derniers auteurs (*ibid.* : 381) relèvent combien les larves de ces deux espèces sont proches et diffèrent de celles de tous les autres Brachyoures.

Sandifer & Van Engel (1972 : 148) sont les premiers à avoir attiré l'attention sur les traits exceptionnels des stades zoés (Fig. 10C, zoé I) d'*A. latus*, avec une combinaison unique de caractères, notamment : (1) l'absence d'épines rostrales et latérales ; (2) la présence d'une paire d'épines oculaires ; (3) la présence de « *hook-like expansions* » sur le pléomère 2 ; (4) l'abdomen composé de cinq somites chez la zoé I, donc avec le pléomère 6 fusionné avec le telson (de six chez la zoé II) ; (5) la présence de simples « *pleopodal buds* » chez la zoé II.

La mégalope (Fig. 10D) d'*Anasimus latus* Rathbun (Sandifer & Van Engel 1972) se distingue également de toutes les mégalopes connues de Brachyoures des Amérique par l'armature réduite de la carapace ; l'article basal antennaire avec une longue avancée ; les quatre épines terminales du telson. À signaler encore la présence de six pléomères (+ telson) et de pléopodes 2-6 courts (exopodite 2-articulé) et terminés par des soies plumeuses longues (plus réduites sur le Pl6, semble-t-il). La discusssion de Sandifer & Van Engel (1972) fait bien ressortir les différences par rapport aux zoés et à la mégalope des Inachidae.

Webber & Wear (1981 : 370, 380) décrivent la zoé I de *Pyromaia tuberculata* et ne font pas mention de mégalope. La combinaison de caractères rencontrés est unique. D'une discussion bien argumentée il ressort que *Pyromaia tuberculata* et *Anasimus latus* se distinguent de tous les Inachidae de la conception traditionnelle. Webber & Wear (*ibid.* : 381) concluent que « P. tuberculata *and* A. latus *fall quite neatly between the* Stenorhynchus *species and* Inachus, Achaeus, *and* Macropodia, *and thus support Rice's statement by helping fill the gap in what is a very considerable range of zoeal characters for a single subfamily* » (d'après les caractères larvaires, les Inachinae *sensu* Rice 1980, se départagent en ces deux groupes, au moins).

Wear & Fielder (1985 : 28) font connaître, sans beaucoup de détails, la zoé II de *Pyromaia tuberculata* mais, sous la rubrique « mégalope », ils indiquent « *no knowledge* ».

Paula & Cartaxana (1991) montrent qu'*Anasimus latus* et *Pyromaia tuberculata* présentent les caractères larvaires des Inachinae les plus avancés tel que *Stenorhynchus* Lamarck et qu'ils partagent, par ailleurs, avec *Macropodia* Leach et *Achaeus* Leach un certain nombre d'auttes traits.

La combinaison particulière des caractères larvaires justifie la séparation du taxon Inachoididae, même si actuellement seules deux espèces, *Pyromaia tuberculata* et *Anasimus latus*, ont leurs larves connues.

Fossiles

Parmi les Majoidea fossiles cités par Glaessner (1969 : R504) et attribués aux Inachinae, nous supposons que des formes américaines pourraient être rapportées aux Inachoididae. Contrairement au cas des Hymenosomatidae, la fossilisation d'Inachoididae est très vraisemblable étant donné

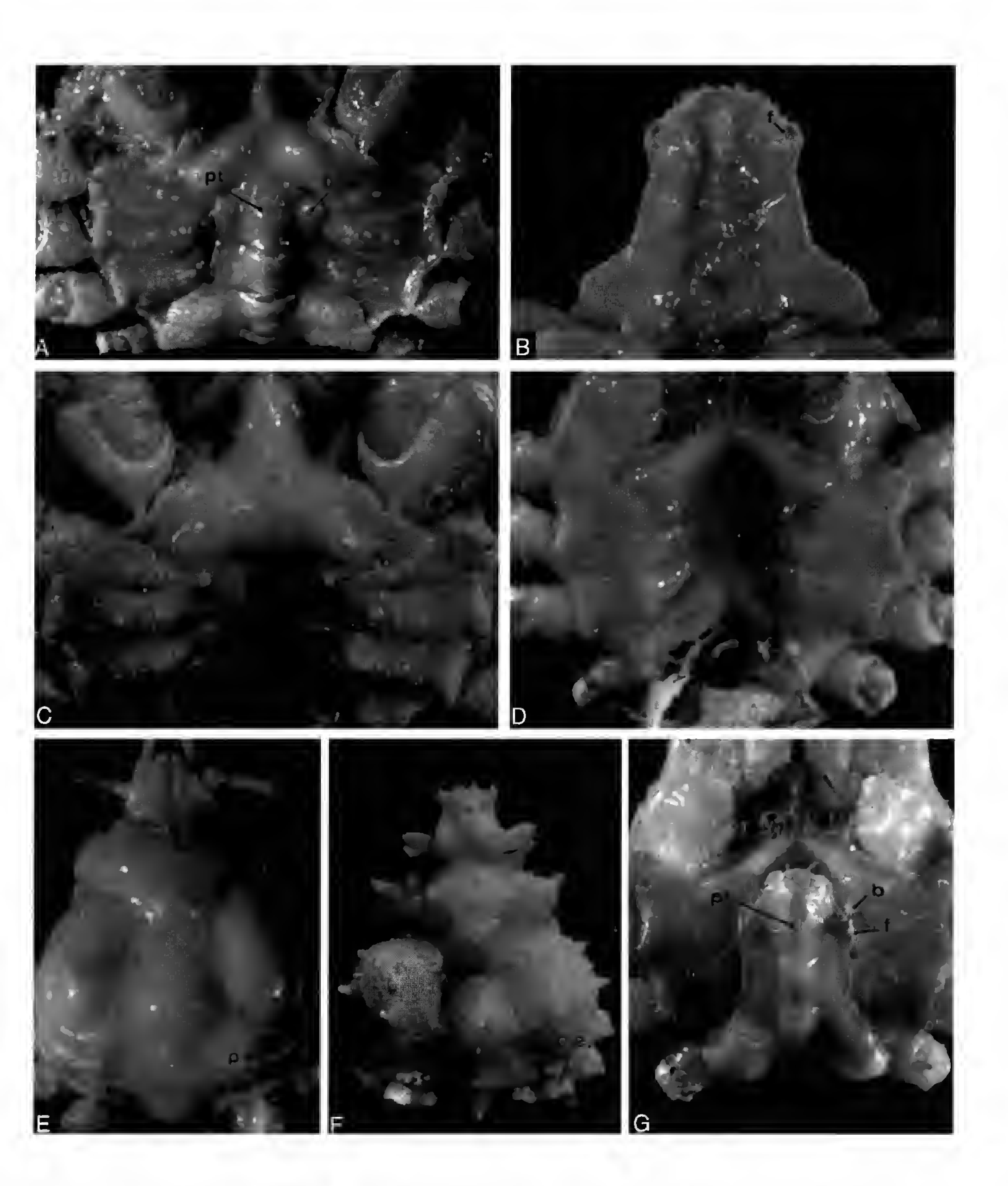


Fig. 15. — **A-C**. *Inachus dorsettensis* (Pennant) (Inachidae), ♂ : **A**, sternum thoracique ; **B**, face ventrale de l'abdomen ; **C**, sternum thoracique, sans l'abdomen. **D**, **E**, **G**, *Capartiella longipes* (Capart), ♂ : **D**, sternum thoracique, sans l'abdomen ; **E**, carapace et extrémité latéro-externe des pleurites, apparente ; **G**, sternum thoracique, avec l'abdomen (un peu détaché). **F**, *Euprognatha gracilipes* A. Milne Edwards (Inachoididae) : carapace et extrémité latéro-externe des pleurites apparente. **b.**, crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen ; **b.p.**, appareil bouton-pression de l'abdomen ; **f**, fossettes de l'appareil bouton-pression ; **g**, gouttière de sertissage de la carapace ; **pt**, pléotelson ; **p.e.**, partie externe des pleurites.

la calcification de leur tégument. Il est évident que l'examen des représentants fossiles permettrait de vérifier assez facilement si des pleurites sont apparents sur les côtés de la carapace et quels sont les rapports entre le pléomère 1 et le céphalothorax.

Le genre *Eoinachoides* Van Straelen, 1933 (p. 5) est représenté par deux espèces. *E. senni* Van Straelen, 1933, de l'Éocène supérieur du Venezuela, indiqué comme ayant des affinités « apparentes » avec le genre *Inachoides* H. Milne Edwards *et* Lucas, est illustré par une carapace profondément sillonnée où l'on ne peut distinguer la présence de pleurites. Une deuxième espèce, *E. latispinosa* Carriol, de Muizon & Secretan, 1987 (p. 7, fig. 3, pl. 2, fig. 1), du Miocène supérieur du Pérou, offre une carapace où la partie postérieure manque, ce qui ne permet pas d'observer un éventuel dépassement des pleurites.

Une espèce non nommée, du Miocène supérieur de Floride, a été rapportée au genre actuel *Euprognatha* Stimpson, 1871 mais elle n'est représentée que par des dactyles de chélipèdes (Rathbun 1926 : 112, pl. 24, figs 16-19).

Dans le genre *Pyromaia* Stimpson (*cf.* Glaessner 1929 : 359 ; 1969 : R504), l'espèce actuelle *P. tuberculata* (Lockington, 1877) a été signalée du Pléistocène de Californie par Rathbun (1926 : 22, pl. I, fig. 1), qui figure un abdomen femelle formant une large cavité incubatrice.

DISCUSSION SUR LES AFFINITÉS ENTRE HYMENOSOMATIDAE ET INACHOIDIDAE

Comme les rappels historiques l'ont montré plus haut, en ce qui concerne la famille des Hymenosomatidae, les carcinologistes se sont heurtés à une difficulté majeure car une localisation sternale, apparemment thoracotrème, des orifices génitaux mâles s'y combine avec certains caractères de Majidae. En revanche, le groupement majien (y compris les Inachoididae) ne pose pas le même problème puisque, à cet égard, tous ses représentants offrent une localisation coxale des orifices mâles (Griffin & Tranter 1986), c'est-à-dire la même condition primitive. Dès lors que les Hymenosomatidae en sont exclus, la superfamille Majoidea (ou la famille Majidae des auteurs) prend naturellement place dans les Heterotremata sans qu'y soit constatée la tendance à l'acquistion d'une disposition dérivée, avec orifices coxo-sternaux. C'est pourquoi Guinot (1978 ; 279) pouvait évoquer, quant à ce caractère, un « quantum évolutif réduit » chez les Majoidea (par rapport aux Leucosioidea par exemple), rappelant toutefois que Bouvier (1940 : 307) signalait un système nerveux condensé dans la famille des Majidae. Il ne faisait pas de doute qu'un groupement aussi vaste que les Majoidea, le plus riche en taxons parmi les Brachyoures, avec près de 900 espèces assignées à plus de 150 genres, devait comprendre des formes très évoluées, à côté de formes très primitives comme les Oregoniidae. La découverte d'une combinaison unique de caractères très avancés chez les Inachoididae (Drach & Guinot 1982, 1983) a montré, si besoin était, la complexité des Majoidea. L'ancienne thèse d'une proximité Majidae-Hymenosomatidae, reprise dans la présente note, redonne toute son ampleur au groupement Majidae des auteurs.

L'hypothèse d'une relation phylogénétique entre Hymenosomatidae et Inachoididae permet d'expliquer les similarités observées, identifiées comme héritées d'un ancêtre commun. Le critère de parcimonie peut être appliqué, minimisant le recours aux hypothèses d'homoplasie. Il est évident que l'apparition de caractères analogues (comme par exemple les modifications de l'abdomen femelle pour la formation d'une cavité incubatrice) peut être imputée à la convergence, dans le cadre d'une stratégie de reproduction.

Nous considérons comme étant des synapomorphies des Hymenosomatidae et des Inachoididae les caractères suivants : très fort aplatissement du corps ; squelette endophragmal peu épais, aplati (pleurites presque horizontaux chez les Inachoididae, un peu abaissés vers l'avant chez les Hymenosomatidae), avec une double bipartition (dorso-ventrale et antéro-postérieure), avec une lame de jonction horizontale, le tout étant très régulièrement compartimenté ; sternum thoracique rétréci au niveau de l'écusson antérieur entre les Mxp3 et élargi au niveau des somites 4-7 ; sutures sternales thoraciques toutes

interrompues ; jonction sternum-ptérygostome ; fente ptérygostomienne extrêmement vaste ; Mxp3 avec coxa et épipodite très développés ; orifice génital mâle coxo-sternal et sans connection avec la suture 7/8 ; abdomen mâle composé au maximum de six éléments, avec formation d'un pléotelson par soudure du telson avec le segment 6 au moins (éventuellement fusion d'autres segments encore) ; crochets de l'appareil bouton-pression développés ; fossettes correspondantes profondes, situées sur la face ventrale du pléotelson, à des niveaux variables ; abdomen femelle composé au maximum de six éléments, c'est-à-dire de cinq segments + pléotelson, avec soudure du telson avec le segment 6 au moins ; face dorsale de la carapace profondément sillonnée et (généralement) dénuée de soies en crochet, typiques de nombreux Majidae ; article urinaire (généralement) éloigné de la base du segment basal antennaire et noyé au sein de l'épistome ; formation d'une cavité incubatrice par élargissement des éléments terminaux de l'abdomen en une calotte discoïde ; chez la femelle mûre, modifications du sternum thoracique, très forte excavation de ce dernier en son milieu et, au minimum, sur ses bords formation d'une muraille (muraille sternale) sur laquelle s'emboîte la calotte ; œufs relativement peu nombreux et plutôt de grande taille.

Certains des caractères cités ci-dessus ont pu apparaître indépendamment. Il existe chez d'autres groupes de Brachyoures des exemples similaires, chez la femelle mûre, de formation d'une cavité incubatrice (par élargissement des éléments terminaux de l'abomen en une calotte discoïde), de modifications du sternum thoracique, avec formation d'une muraille sternale sur laquelle s'emboîte la calotte, et d'œufs peu nombreux et de grande taille. La prise en compte d'un maximum de caractères structuraux, fonctionnels, ontogénétiques et biogéographiques permettra, par une analyse cladistique, de proposer un arbre phylogénétique.

Les états de caractères sont identifiés pour certaines structures.

Pléotelson

La formation d'un pléotelson est une constante chez les Hymenosomatidae comme chez les Inachoididae. De rares exemples de ligne de suture encore visible entre le segment 6 et le telson existent chez les Hymenosomatidae, au stade juvénile. Chez les Inachoididae, la ligne de suture disparaît aussi mais on devine la trace de celle-ci, par exemple chez *Euprognatha bifida* (Fig. 11C) et chez *Anasimus latus* (Fig. 11D) où le pléotelson est remarquablement allongé. Les deux parties restent si manifestes que, chez le mâle d'*Inachoides*, Rathbun (1925 : 59) compte six segments tandis que Garth (1958 : 95) en dénombre sept (chez *I. microrhynchus*). L'abdomen mâle de plusieurs genres américains rapportés ici aux Inachoididae a été décrit comme possédant les deux derniers « segments » fusionnés par Garth (1958 : 60, *Euprognatha* ; 67, *Collodes* ; 80, *Paradasygius* ; 85, *Pyromaia*). La réunion des deux derniers éléments abdominaux entraîne un emplacement particulier des fossettes d'accrochage sur le tout dernier élément abdominal, ce qui est inusuel chez les Brachyoures.

Chez les Majoidea, l'abdomen mâle est généralement composé de six segments + telson (indiqué comme sept segments chez Griffin & Tranter 1986). C'est seulement chez certains genres d'Inachidae qu'interviennent une coalescence terminale et un emplacement « atypique » des fossettes sur le dernier élément abdominal (Fig. 15B) avec, très rarement, une coalescence intéressant, en plus, d'autres pléomères. Les genres suivants (liste non exhaustive) d'Inachinae présentent un abdomen analogue à celui des Inachoididae : *Erileptus* Rathbun (Garth 1958 : 91), *Podochela* Stimpson (Garth 1958 : 103), *Stenorhynchus* Lamarck (Garth 1958 : 129), *Achaeus* Leach (Griffin & Tranter 1986 : 4), *Achaeopsis* Stimpson (Griffin & Tranter 1986 : 20), *Inachus* Weber (Christiansen 1969 : 100) (Fig. 15A, B), *Dorhynchus* Thomson (Christiansen 1969 : 106 ; Manning & Holthuis 1981 : 280). Pour *Inachus*, genre-type des Inachidae emend., nous figurons le plastron sternal, aux sutures toutes interrompues, la cavité sterno-abdominale avec les crochets de l'appareil bouton-pression et les fossettes correspondantes, l'abdomen avec son pléotelson (Fig. 15A-C).

Chez la femelle des Inachoididae et chez les Hymenosomatidae, le nombre de pléomères ne

dépasse jamais le nombre de cinq, les deux derniers éléments (6 + telson) étant toujours soudés en un pléotelson, comme chez le mâle. Chez les Inachoididae, l'abdomen femelle se réduit à quatre segments + pléotelson, avec une calotte discoïde résultant de la coalescence des segments 5 et 6 avec le telson. Chez les Hymenosomatidae, la disposition est plus diversifiée : de cinq segments distincts (état plésiomorphe) à une large pièce composée des segments 2-5 soudés + pléotelson (état apomorphe).

Carapace
Chez tous les Inachoididae, la partie latéro-externe des pleurites 4-8 (c'est-à-dire ceux correspondant aux péréiopodes thoraciques) déborde de la carapace et apparaît à découvert : le repérage des parties exposées de chaque pleurite, 4-8, est aisé. C'est seulement en arrière des chélipèdes que les pleurites dépassent de la carapace proprement dite ; en avant, la disposition est « normale ». La dissection permet de bien distinguer la gouttière de sertissage de la carapace, creusée dans la portion latéro-externe des parois pleurales. Le premier segment abdominal, disposé dorsalement dans le prolongement de la face dorsale de la carapace et qui exhibe la même ornementation que cette dernière, s'intègre complètement au céphalothorax, avec une séparation parfois peu distincte.
Chez les Hymenosomatidae, la disposition est difficile à interpréter. On pourrait homologuer la rainure hyménosomienne à une gouttière de sertissage de la carapace (seul le couvercle dorsal serait alors la carapace *stricto sensu*) et considérer la partie située tout autour et au-delà de la rainure comme une région pleurale, par suite de la fusion de la partie latéro-externe des pleurites en un ensemble indivis. En effet, dans la partie postérieure du céphalothorax, les pleurites, presque horizontaux, ont leur bord externe qui est très proche du bord de la carapace.
Il serait possible de concevoir : (1) une condition plus primitive chez les Inachidae *stricto sensu*, où les pleurites, moins horizontaux, ne sont pas du tout découverts et où la carapace se continue jusqu'aux cavités arthrodiales de P1-P5 ; (2) une condition dérivée chez les Inachoididae, avec les pleurites encore complètement individualisés sur toute leur étendue ; et (3) une condition plus avancée chez les Hymenosomatidae, où aurait eu lieu une fusion des parties distales des pleurites 4-8 (synapomorphie). Mais nous n'avons aucune preuve de ce processus. En plus, une difficulté majeure surgit dans le point 3 de l'hypothèse : vers l'avant, là où les pleurites sont un peu moins horizontaux et s'abaissent par rapport aux cavités arthrodiales des péréiopodes, à quoi peut-on homologuer la partie ventrale de la carapace située extérieurement à la rainure hyménosomienne ? L'impossibilité de définir complètement la zone d'insertion de l'épimère ne permet pas de conclure (Secretan comm. pers.).
En l'absence, chez les Hymenosomatidae, de ligne latérale continue, la rainure hyménosomienne ne serait-elle pas une ligne de déhiscence lors de la mue ? Les observations sur la mue des Hymenosomatidae ne précisent pas clairement les modalités de l'exuviation (Broekhuysen 1955).
Dans les deux familles les aires délimitées sur la face dorsale de la carapace sont similaires, les sillons souvent très profonds des Inachoididae étant remplacés le plus fréquemment chez les Hymenosomatidae par des sillons qui ressemblent davantage à des « *lineae* ».

Squelette endophragmal
Chez les Hymenosomatidae, il est très peu épais, composé de deux parties latérales régulièrement cloisonnées, elles-mêmes séparées par une lame de jonction, horizontale (Fig. 6F). En plus, chez les Inachoididae, il y a soudure des faces internes de la carapace et du sternum thoracique par l'intermédiaire de deux piliers. Situés de chaque côté de la région métagastrique, ces piliers s'attachent à la face interne de la carapace, traversent de part en part le système squelettique et, enfin, rejoignent le plastron ventral à la base de l'écusson sternal, c'est-à-dire au niveau du sternite 3.

Péréiopodes thoraciques
Nous ne discuterons pas sur la ressemblance des chélipèdes et des pattes ambulatoires entre Hymenosomatidae et Inachoididae. Là encore, les formes sont plus variées chez les Hymenosomatidae (Melrose 1975) avec, assez

fréquemment, des péréiopodes allongés et grêles, P2-P3 étant de longueur analogue et dirigés vers l'avant, ce qui rappelle beaucoup les Inachoididae et aussi les Inachidae. Une étude des soies serait nécessaire.

Pléopodes
Chez les Inachoididae, le premier pléopode sexuel mâle est connu surtout par les figures données par Garth (1958, pl. B, figs 8, 9, pl. E, figs 1-7, 9) et par Williams (1984, fig. 241b, c, e-g, i, m, n). Le Pl1 offre une morphologie très homogène : il est plutôt rectiligne, épais, avec l'apex plus ou moins effilé et l'ouverture latérale surmontée ou non par un lobe, de toute façon peu proéminent. La proximité avec le premier pléopode des Inachidae *stricto sensu* est assez flagrante.
Chez les Hymenosomatidae, la morphologie du Pl1, connue principalement par les figures données par Lucas (1980, figs 9A-K, 10A-J) et par Ng & Chuang (1996), est au contraire très diversifiée : la forme varie de très fortement incurvée à rectiligne, de mince à très épaisse, de simple à torsadée ; l'ornementation varie de faible à fournie (spinules, soies courtes ou longues, éventuellement barbulées) ; l'apex est soit effilé soit très complexe. Une étude très précise du Pl1 mâle chez tous les Hymenosomatidae devrait permettre de définir le plan de base de cet appendice et d'analyser ses modifications au sein de la famille. Cette diversification n'est pas étonnante, rejoignant celle de la plupart des autres structures (abdomen, Mxp3, rostre). Une comparaison s'impose entre le Pl1 mâle, simple, des Inachoididae (? condition primitive) et celui, apparemment plus complexe, de certains Hymenosomatidae.

Des explications devront être apportées au problème de la spécialisation des Hymenosomatidae, représentants très avancés d'une lignée et dont le succès évolutif est démontré par le grand nombre d'espèces existantes, colonisant les milieux les plus variés et adaptées à des conditions extrêmes.

Similitudes dans le développement larvaire

En ce qui concerne le développement larvaire, les particularités des Hymenosomatidae et celles des deux seules espèces d'Inachoididae où les larves sont connues, *Anasimus latus* et *Pyromaia tuberculata*, les distinguent, les uns et les autres, de tous les autres Brachyoures (cf. *supra* et Fig. 10). Par exemple, la réduction ou l'absence des épines principales de la carapace ainsi que l'absence de toutes épines additionnelles ne laissent à leur voisinage que certains Majidae Inachinae et, un peu plus à l'écart, *Pinnotheres* et *Ebalia* (Wear & Fielder 1985 : 82, clef pour les larves de Brachyoures de Nouvelle-Zélande).
La mégalope d'*Anasimus latus* (Fig. 10A), à la carapace courte et très élargie postérieurement, ne ressemble pas à celle des autres Brachyoures ni à celle des Majoidea. Il sera intéressant de la comparer au premier stade post-larvaire (Fig. 10E) des Hymenosomatidae, famille où il n'y a pas de mégalope. Les derniers stades de développement de *Pyromaia tuberculata* n'étant pas ou incomplètement connus, il conviendra de vérifier si la zoé II a cinq ou six pléomères [Wear & Fielder (1985 : 28) ne donnent que peu d'informations sur la zoé II et ne la figurent pas] et si la mégalope (inconnue à ce jour) possède, ou non, des uropodes fonctionnels (Paula & Carraxana 1991 : 120).
Aucune confrontation précise entre les larves hyménosomiennes et celles des deux espèces d'Inachoididae n'a été tentée dans les revues synthétiques des ontogénéticiens. Le cadre de ce travail ne permet pas une telle analyse, mais il est probable que de telles comparaisons permettraient de mettre en valeur les apomorphies des deux familles, Hymenosomatidae et Inachoididae, et de vérifier leurs relations avec les Inachinae emend. et les autres Majoidea. En tout cas, les caractères ontogénériques semblent bien confirmer l'appartenance des Hymenosomatidae aux Heterotremata et leurs affinités avec les Majoidea.

Biogéographie

Si l'on admet que les Hymenosomatidae représentent une branche dérivée des Inachoididae, eux-mêmes dérivés des Inachinae, l'analyse de leur répartition biogéographique apporte des éléments intéressants.
Les Hymenosomatidae sont, pour une part, des habitants des régions côtières de l'Indo-

Ouest-Pacifique tropical et sub-tropical, essentiellement à faible profondeur jusqu'à 20 m, avec des signalements rares à plus grande profondeur (*ca.* 500 m), ainsi que dans les eaux continentales adjacentes. S'il n'y a pas eu dispersion vers les îles du Pacifique Central (pas de représentant ni aux Hawaii ni en Polynésie) et si les espèces marines montrent généralement une aire de répartition relativement restreinte, en revanche une espèce d'eau douce comme *Amarinus lacustris* est présente à la fois en Australie et en Nouvelle-Zélande. Pour une autre part, un certain nombre d'espèces d'Hymenosomatidae vivent dans les régions tempérées et tempérées-froides méridionales (Nouvelle-Zélande), une espèce (*Halicarcinus planatus*) montrant une distribution circumpolaire dans l'Atlantique Sud (Lucas 1980). À part cette dernière espèce, la famille est absente des côtes du continent américain (si l'on excepte *Neorhynchoplax kempi*, introduite dans le canal de Panama). Sur les côtes atlantique et pacifique d'Amérique, on pourrait dire que les Hymenosomatidae sont remplacés par les Inachoididae. En effet, tous les Inachoididae sont exclusivement américains (si l'on excepte *Pyromaia tuberculata*, introduite au Japon, en Australie et en Nouvelle-Zélande) et marins, dans des eaux peu profondes jusqu'à près de 700 m. Leur succès évolutif n'est pas comparable à celui des Hymenosomatidae, aucun représentant n'étant connu des eaux saumâtres ou douces. L'existence de formes ouest-africaines (*cf.* sous *Capartiella*) est à vérifier.

Le groupe des Inachidae **emend.**, qui se restreint maintenant aux seuls genres apparentés à *Inachus*, doit être révisé. Il conviendra, après l'exclusion des Inachoididae, de confronter les genres américains restant dans les Inachidae **emend.** aux représentants atlantiques et indo-pacifiques, et de préciser la distribution de la famille.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Certaines modifications et des compléments sont apportés ici (tableau 1) à la classification préliminaire de Guinot (1977, 1978, tabl. p. 214).

1. La famille des Hymenosomatidae (ou superfamille des Hymenosomatoidea) est rapportée aux Heterotremata à orifice coxo-sternal, condition dérivée. Le groupe le plus proche serait, parmi les Majoïdea, la famille des Inachoididae (plusieurs genres américains exclus des Inachidae ; genre *Leurocyclus* exclu des Pisidae).

2. Parmi les Majoidea, les représentants qui ont un abdomen mâle de six éléments + telson appartiennent soit aux Inachoididae (liste plus haut) soit aux Inachidae. Il conviendra de réviser le statut des genres restants d'Inachidae *sensu* Garth (1958) ou *sensu* Griffin & Tranter (1986), lesquels offrent sept segments abdominaux (chez le mâle comme chez la femelle), tels *Anomalothir* Miers (Garth 1958 : 48), *Eurinetops* Stimpson (Garth 1958 : 51), *Cyrtomaia* Miers, *Platymaia* Miers, *Pleistacantha* Miers. Le genre *Camposcia* Latreille, laissé dans les Inachinae par Griffin & Tranter (1986 : 4, 22), serait à séparer. Le genre *Macrocheira* de Haan, également laissé dans les Inachinae par Griffin & Tranter (1986 : 3), doit être distingué, et la famille des Macrocheiridae Dana, 1851, réhabilitée (Clark & Webber 1991).

3. Dans une hypothèse préliminaire, la famille des Pinnotheridae (ou superfamille des Pinnotheroidea) est ici rapportée aux Heterotremata. L'appartenance des Pinnotheridae aux Catométopes ou aux Thoracotremata n'est donc pas retenue. En effet, les Pinnotheridae montrent une localisation très variable de l'orifice génital mâle sur le sternite thoracique 8, sans rapport étroit avec la suture 7/8 (Guinot 1979a : 212, fig. 53G) ; il s'agirait d'une condition coxo-sternale. Les ressemblances constatées entre les larves d'Hymenosomatidae et celles de Pinnotheridae sont donc plus explicables, et le rapprochement de ces deux familles, souvent envisagé par les carcinologistes du passé, se trouve justifié.

4. Les Cryptochiridae (ou Cryptochirioidea) sont des Heterotremata à orifice coxo-sternal, condition dérivée.

5. Avec le transfert des Hexapodidae dans les Heterotremata (Guinot & Bouchard sous presse), la section des Thora-cotremata se trouve réduite, pour ses grandes lignes, aux Gecarcinoidea, Grapsoidea, Ocypo-doidea et Mictyroidea, c'est-à-dire aux Crabes généralement littoraux, amphibies et terrestres, avec des représentants adaptés aux eaux douces.

Néanmoins, il sera nécessaire de vérifier si, dans ces dernières superfamilles, tous les représentants sont bien sternitrèmes au sens strict. À ce stade d'avancement des recherches, la possibilité de la présence d'un orifice coxo-sternal chez certains Thoracotremata ne peut être exclue.

Tableau 1. — Familles étant ici rapportées à l'assemblage Heterotremata-Thoracotremata (sans envisager le niveau de superfamille) par rapport à Guinot (1978 : 214). Six familles (indiquées par un *) sont ajoutées aux Heterotremata ; quatre familles restent dans les Thoracotremata.

HETEROTREMATA (liste non exhaustive)	
	Majidae
	Inachidae
	Inachoididae*
	Hymenosomatidae*
	Goneplacidae*
	Hexapodidae*
	Pinnotheridae*
	Cryptochiridae*
THORACOTREMATA	
	Grapsidae
	Ocypodidae
	Mictyridae
	Gecarcinidae

Remerciements

Nous remercions vivement Peter K. L. Ng (National University of Singapore), qui a mis à notre disposition les épreuves de l'important article (Ng & Chuang 1996) sur les Hymenosomatidae de l'Asie du Sud-Est et qui nous a fait don d'un riche et précieux matériel. Les nombreuses discussions avec Marcos Tavares (Universidade Santa Ursula, Rio de Janeiro), en vue de l'élaboration d'une matrice de caractères dans le cadre d'une recherche sur la monophylie des Brachyoures, nous ont beaucoup éclairés lors de la préparation du présent travail. Sylvie Secretan (Muséum national d'Histoire naturelle/CNRS, Laboratoire de Paléontologie) a mis à notre disposition diverses préparations du squelette endophragmal thoracique, accompagnées de ses dessins et photographies, en nous fournissant des informations précises pour l'interprétation de ce dernier, et nous a communiqué la photographie représentant la coupe sagittale d'*Odiomaris pilosus*, publiée ici (Fig. 6F) : nous lui devons d'avoir pu accéder à la compréhension, parfois difficile, du système squelettique. Elle nous a également aidés pour la bibliographie paléontologique. Jean-Marie Bouchard (Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie, Arthropodes) nous a permis d'utiliser ses photographies en microscopie électronique de l'abdomen mâle d'*Odiomaris pilosus* (Fig. 6D, E).
Nous sommes très reconnaissants à Marcos Tavares et à Peter K. L. Ng, qui ont patiemment relu le manuscrit et ont permis de l'améliorer grâce à leurs judicieux commentaires.
Nous assurons de notre sincère gratitude Michèle Bertoncini qui est l'auteur des dessins originaux et a mis en place l'iconographie, ainsi que Jacques Rebière qui a réalisé toutes les photographies et les a préparées pour la publication.

RÉFÉRENCES

Abele L. G. 1972. — Introduction of two freshwater decapod crustaceans (Hymenosomatidae and Atyiidae) into Central and North America. *Crustaceana* 23 (3): 209-218.

— 1983. — Classification of the Decapoda, 8: XXI-XXIII, *in* Bliss D. C. (ed.), The Biology of Crustacea, vol 8, Vernbeg F. G. & Vernbeg W .B. (eds.), *Environmental Adaptations.* Academic Press, New York.

Abele L. G. & Felgenhauer B. E. 1982. — Crustacea: Malacostraca: Decapoda: 296-326, *in* Parker S. P. (ed.), *Synopsis and classification of Living Organisms.* McGraw-Hill Book Company.

Aikawa H. 1929. — On larval forms of some Brachyura. *Records of oceanographic Works in Japan* 2: 17-55.

Alcock A. 1895. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 1. The Brachyura Oxyrhyncha. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* (1) 64 (2): 157-291.

— 1900. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 6. The Brachyura Catometopa or Grapsoidea. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, 69 (Part II. Natural Science. N° III, 1900): 279-456.

Baker W. H. 1906. — Notes on South Australian Decapod Crustacea. Part 1. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 28: 146-161.

Balss H. 1957. — Decapoda. VIII. Systematik: 1505-1672. *in* Bronns H. G. (ed.), *Klassen und Ordnungen des Tierreichs.* Fünfter Band, 1. Abteilung, 7. Buch, 12. Lief, Leipzig.

Balss H. & Gruner H. E. 1961. — Decapoda: 1771-1978, *in* Bronns H. G. (ed.), *Klassen und Ordnungen des Tierreichs.* Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 14. Lief, Leipzig.
Barnard K. H. 1950. — Descriptive Catalogue of South African Decapod Crustacea. *Annals of the South African Museum* 38: 1-837.
Barnes R. D. & Harrison F. W. 1991. — Introduction to the Decapoda: 1-6, *in* Harrison F. W. (ed.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, vol. 10. Decapod Crustacea, Harrison F. W. & Humes A. G. (eds). Wiley-Liss, New York.
Beurlen K. 1929. — Zur Organisation mesozoischer Decapoden. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie* B (5): 171-179.
Borradaile L. A. 1903. — Marine Crustaceans. Parts X. The spider-crabs, *in* Gardiner J. S. (ed.), *The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes* 2 (2): 681-690.
— 1907. — On the Classification of the decapod Crustaceans. *Annals and Magazine of Natural History* (7) 19: 457-486.
Boschi E. E., Scelzo M. A. & Goldstein B. 1969. — Desarollo larval del Cangrejo, *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (Crustacea, Decapoda, Hymenosomatidae) en el laboratorio, con observaciones sobre la distribucion de la especie. *Bulletin of Marine Science* 19 (1): 225-242.
Bouchard J.-M. 1996. — *Dispositifs de rétention et d'accrochage de l'abdomen chez les Crustacés Décapodes Brachyoures (Crabes) : coaptations morpho-fonctionnelles et évolutives.* Mémoire de DEA (Systématique animale et végétale). Muséum national d'Histoire naturelle (miméographié).
Bourne G. C. 1922. — The Raninidae : a Study in Carcinology. *Journal of the Linnean Society of London* 35 (231): 25-79.
Bouvier E.-L. 1940. — Décapodes marcheurs, *in Faune de France.* 37, Lechevalier, Paris, 404 p.
Bowman T. E. & Abele A. G. 1982. — Classification of the Recent Crustacea: 1-27, *in* Abele L. G. (ed.), The Biology of Crustacea, Vol. 1. *Systematics, the fossil records, and biogeography.* Academic Press, New York.
Brito Capello F. de 1871. — Descripção de algumas especies novas de crustaceos. *Jornal de Sciencias mathematicas, physicas e naturaes,* Lisboa (12): 262-265.
Broekhuysen G. J. 1955. — The breeding and growth of *Hymenosoma orbiculare* Desm. (Crustacea, Brachyura). *Annals of the South African Museum* 41 (5): 313-343.
Calman W. T. 1909. — Crustacea: i-viii, 1-346, *in* Lankester R. (ed.), *A Treatise on Zoology*, pt 7, fasc. 3. A. & Ch. Black, London.
Campos E. 1996. — Partial revision of the genus *Fabia* Dana, 1851 (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). *Journal of Natural History* 30: 1157-1178.
Carriol R. P., Muizon C. de & Secretan S. 1987. — Les Crustacés (Cirripedia et Decapoda) du Néogène de la côte péruvienne. *Annales de Paléontologie* 73 (3) : 137-164.
Chopra B. & Das K. N. 1930. — Further Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. III. On two new species of hymenosomatid crabs, with notes on some other species. *Records of Indian Museum* 32: 413-429.
Christiansen M. E. 1969. — Crustacea Decapoda Brachyura, *in Marine Invertebrates of Scandinavia* (2): 1-143. Universitetsforlaget, Oslo.
Chuang T. N. & Ng P. K. L. 1991. — Preliminary descriptions of one new genus and three new species of hymenosomatid crabs from Southeast Asia (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Raffles Bulletin of Zoology* 39 (2): 363-368.
— 1994. — The ecology and biology of Southeast Asian false spider crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Hymenosomatidae). *Hydrobiologia* 285: 85-92.
Clark P. F. & Webber W. R. 1991. — A redescription of *Macrocheira kaempferi* (Temminck, 1836) zoeas with a discussion of the classification of the Majoidea Samouelle, 1819 (Crustacea: Brachyura). *Journal of Natural History* 25: 1259-1279.
Code International de Nomenclature Zoologique 1985. — *Troisième édition. International Trust for Zoological Nomenclature in association with British Museum (Natural History) London.* University of California Press, Berkeley & Los Angeles.
Dai A. Y. & Yang S. L. 1991. — *Crabs of the China sea.* China Ocean Press, Beijing and Springer-Verlag, Berlin: xxi + 682 p.
Dana J. D. 1851a. — On the classification of the Maioid Crustacea or Oxyrhyncha. *American Journal of Science and Arts* (2) 11: 425-434.
— 1851b. — Conspectus Crustaceorum quae in Orbis Terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e Classe Reipublicae foederatae Duce, Lexit et descripsit. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 5: 247-254.
— 1852. — Crustacea. Vol. 13, Part 1, viii + 685 p. *United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U. S. N.* Philadelphia, Sherman.
Davie P. J. F. & Guinot D. 1996. — Two new freshwater crabs in *Australocarcinus* Davie, with remarks on Trogloplacinae Guinot and Goneplacidae MacLay (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (2): 277-287.
Davie P. J. F. & Richer de Forges B. 1996. — Two new species of false spider crabs (Crustacea: Brachyura: Hymenosomatidae) from New Caledonia. *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (2): 257-262.
Desmarest A.-G. 1825. — *Considérations générales sur la classe des Crustacés, et description des espèces de ces animaux, qui vivent dans la mer, sur les côtes, ou*

dans les eaux douces de la France. F. G. Levrault, Paris, xix + 446 p.

Drach P. 1955. — Les Leucosiidae et la réalisation d'une fonction nouvelle chez les Crustacés Décapodes. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 241 (25) : 1998-2001.

Drach P. & Guinot D. 1982. — Connexions morphologiques et fonctionnelles d'un type nouveau dans le squelette des Brachyoures du genre *Paradasygius* Garth (carapace, pleurites, sternites et pléon). *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* (3) 295 : 715-720.

— 1983. — Les Inachoididae Dana, famille de Majoidea caractérisée par des connexions morphologiques d'un type nouveau entre carapace, pleurites, sternites, pléon. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* (3) 297: 37-42.

Forest J. & Guinot D. 1966. — Crustacés Décapodes : Brachyoures. Campagne de la *Calypso* dans le Golfe de Guinée et aux îles Principe, Sao Tomé et Annobon (1956), 16. *Annales de l'Institut Océanographique de Monaco* 44 : 23-124.

Fukuda Y. 1981. — Larval development of *Trigonoplax unguiformis* (de Haan) (Crustacea Brachyura) reared in the Laboratory. *Zoological Magazine*, Tokyo 90 (2): 164-173.

Furota T. 1996a. — Life-cycle studies on the introduced spider crab *Pyromaia tuberculata* (Lockington) (Brachyura: Majidae). I. Egg and larval stages. *Journal of Crustacean Biology* 16 (1): 71-76.

— 1996b. — Life-cycle studies on the introduced spider crab *Pyromaia tuberculata* (Lockington) (Brachyura: Majidae). II. Crab stage and reproduction. *Journal of Crustacean Biology* 16 (1): 77-91.

Garth J. S. 1958. — Brachyura of the Pacific coast of America, Oxyrhyncha. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 21 (1): i-xxii, 1-499 ; (2): 501-854.

Glaessner M. F. 1929. — Crustacea Decapoda. *Fossilium Catalogus* pars 41. Berlin, 464 p.

— 1969. — Decapoda: R399-R533, R626-R628, *in* Moore R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda* 4 (2). Univ. of Kansas Press and Geol. Soc. America.

Gordon I. 1940. — On some species of the genus *Elamena* (s. s.) (Crustacea, Decapoda). *Proceedings of the Linnean Society of London* 152 (1): 60-78.

Griffin D. J. G. 1966. — A review of the Australian Majid Spider Crabs (Crustacea, Brachyura). *Australian Zoologist* 13 (3): 259-298.

Griffin D. J. G. & Tranter H. A. 1986. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. Part VIII. Majidae. *Siboga-Expeditie*, monogr. 39, C4 (= Livraison 148): 1-335.

Gruner H. E. 1993. — Crustacea: 448-1030, *in Lehrbuch der Speziellen Zoologie.* Band 1 : Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda (ohne Insekta). 4ᵉ édit. Jena, Stuttgart, G. Fischer, New York, 1279 p.

Guinot D. 1969a-c. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. VII. 1969a. Les Goneplacidae. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (2) 41 (1) : 241-265. 1969b. Les Goneplacidae (suite). *Ibid.* 41 (2) : 507-528. 1969c. Les Goneplacidae (suite et fin). *Ibid.* 41 (3) : 688-724.

— 1977. — Propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* (D) 285 : 1049-1052.

— 1978. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique* n. s. 112 (3) : 211-292.

— 1979a. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 112 : 1-354.

— 1979b. — Problème pratique [*sic* pour Problèmes pratiques] d'une classification cladistique des Crustacés Décapodes Brachyoures, *in* Compte rendu de la VIᵉ Réunion des Carcinologistes de langue française, Nabeul, Tunisie, 4-9 septembre 1979. *Bulletin de l'Office national des Pêches de Tunisie* 3 (1) : 33-46.

— 1984. — Le genre *Leurocyclus* Rathbun, 1897 (Crustacea Decapoda Brachyura). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (4) 6 (2) : 377-395.

— 1994. — Decapoda Brachyura : 165-179, *in* Juberthie C. & Decou V. (eds), *Encyclopaedia Biospeologica.* Tome I. Société de Biospéologie, Moulis (CNRS) & Bucarest (Académie Roumaine).

— 1995. — Crustacea Decapoda Brachyura : Révision des Homolodromiidae Alcock, 1900, *in* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes Musorstom. Volume 13. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 163 : 155-282.

Guinot D., Doumenc D. & Chintiroglou C. 1995. — A review of the carrying behaviour in brachyuran crabs, with additional information on the symbioses with sea anemones. *Raffles Bulletin of Zoology* 43 (2): 377-416.

Guinot D. & Bouchard J.-M. en préparation. — Évolution de l'appareil de maintien de l'abdomen chez les Crabes.

Gurney R. 1942. — *Larvae of decapod Crustacea.* The Ray Society, London, 306 p.

Haan W. de 1833-1850. — Crustacea, *in* Siebold P. F. von, Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summun in India Batava Imperium Tenent, Suscepto, Annis 1823-1830 Collegit, Notis, Observationibus e Adumbrationibus Illustravit. *Lugduni-Batavorum (Leiden)* 1-8: i-xvii, i-xxxi, 1-243.

Hale H. M. 1927. — The Crustaceans of South

Australia. Part I, *in Handbooks of the Flora and Fauna of South Australia*. Government Printer, Adelaide, 201 p.

— 1941. — Decapod Crustacea, *in* B. A. N. Z. Antarctic Research Expedition 1929-1931, under the command of Douglas Mawson. *Reports-Series B (Zoology-Botany)* 4 (9): 259-285.

Hansen H. J. 1893. — A contribution to the morphology of the limbs and mouth-parts of crustaceans and insects. *Annals and Magazine of Natural History* 6 (7): 417-434.

— 1925. — On the comparative morphology of the appendages in the Arthropoda, in *Studies on Arthropoda. II*. A. Crustacea. Copenhague,17 p.

Hartnoll R. G. 1975. — Copulatory structures and function in the Dromiacea, and their bearing on the evolution of the Brachyura, *in* VIII European Marine Biology Symposium Sorrento (Naples) 1973. *Pubblicazione della Stazione zoologica di Napoli* 39 (Suppl.): 657-676.

Haswell W. A. 1882. — *Catalogue of the Australian stalk- and sessile-eyed Crustacea*. Sydney, The Australian Museum. xxiv + 324 p.

Hennig W. 1966. — *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Chicago, London, 263 p.

Hodgson T. V. 1902. — Crustacea: 228-261, *in* Lankester E. R., *Report on the collections of natural History made in the Antarctic regions during the voyage of the « Southern Cross »*. XI. British Museum, London.

Holthuis L. B. 1968. — On Hymenosomatidae (Crustacea Decapoda Brachyura) from fresh water, with the description of a new species. *Beaufortia* 15 (195): 109-121.

Hutton F. W. 1904. — *Index Faunae Novae Zelandiae*. Dulau, London, 372 p.

Ingle R. W. 1976. — The larval development of the spider crab *Rochinia carpenteri* (Thomson) [Oxyrhyncha: Majidae] with a review of majid subfamilial larval features. *Bulletin of the British Museum* 37 (1): 47-66.

Kemp S. W. 1917. — Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. X. Hymenosomatidae. *Records of the Indian Museum* 13 (5): 243-279.

Kim H. S 1973. — Anomura-Brachyura, *in Illustrated Encyclopedia of Fauna et Flora of Korea* 14: 1-694.

Krishnan T. & Kannupandi T. 1988. — Larval development of *Elamena (Trigonoplax) cimex* Kemp, 1915 in the Laboratory: the most unusual larvae known in the Brachyura (Crustacea Decapoda). *Bulletin of Marine Science* 43 (2): 215-228.

Kropp R. K. & Manning R. B. 1987. — The Atlantic Gall Crabs, Family Cryptochiridae (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Smithsonian Contributions to Zoology* (462): 1-21.

Latreille P. A. 1803. — Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes. Volume 5 : 1-407. Vol. 6 : 1-392. Paris, Dufart.

Lucas J. S. 1971. — The larval stages of some australian species of *Halicarcinus* (Crustacea, Brachyura, Hymenosomatidae). I. Morphology. *Bulletin of Marine Science* 21 (2): 471-490.

— 1980. — Spider crabs of the Family Hymenosomatidae (Crustacea: Brachyura) with particular reference to Australian species: Systematics and Biology. *Records of the Australian Museum* 33 (4): 148-247.

Lucas J. S. & Davie P. J. F. 1982. —Hymenosomatid crabs of Queensland estuaries and tidal mud flats, including descriptions of four new species of *Elamenopsis* A. Milne-Edwards and a new species of *Amarinus* Lucas. *Memoirs of the Queensland Museum* 20 (3): 401-419.

MacLeay W. S. 1838. — On the Brachyurous Decapod Crustacea brought from the Cape by Dr. Smith, *in* Smith A., *Illustrations of the Annulosa of South Africa*, Illustr. Zool. S. Africa Invert., London: 53-71.

Manning R. B. & Holthuis L. B. 1981. — West African Brachyuran Crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* 306: xii + 379 p.

Marques F. & Pohle G. 1996. — *Reduction of segmentation and setation in phylogenetic reconstruction of decapods and a phylogenetic hypothesis for 15 genera of Majoidea: testing previous hypothesis and assumptions*. Abstract, Second European Conference, September 2-6, 1996, Liège (Belgium): 10.

McLay C. L. 1988. — Brachyura and crab-like Anomura of New Zealand. *Leigh Laboratory Bulletin* 22: i-v, 1-463.

— 1993. — The Sponge Crabs (Dromiidae) of New Caledonia and the Philippines with a review of the genera, *In* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes Musorstom, Volume 10. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (A) 156 : 111-251.

Melo G. A. S. de 1996. — *Manual de identificacao dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro*. Pléiade/FAPESP, Sao Paulo, 604 p.

Melrose M. J. 1968. — The New Zealand Hymenosomidae. *Tuatara* 16: 196-209.

— 1975. — The marine faune of New Zealand: Family Hymenosomatidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Memoirs of the New Zealand oceanographic Institute* 34: 1-123.

Miers E. J. 1886. — Report on the Brachyura collected by H. M. S. *Challenger* during the Years 1873-1876, in *Report scient. Res. Voyage H.M.S. Challenger, Zoology*, vol. 17. London, Edinburgh & Dublin, L + 362 p.

Milne Edwards A. 1873. — Recherches sur la faune carcinologique de la Nouvelle-Calédonie. *Nouvelles Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* 9 : 155-332.

Milne Edwards H. 1834-1837. — *Histoire naturelle des Crustacés comprenant l'anatomie, la physiologie et*

la classification de ces animaux. 1 : xxxv + 468 p ; 2 : 532 p. Atlas. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.
— 1852. — Observations sur les affinités zoologiques et la classification naturelle des Crustacés. *Annales des Sciences naturelles* (3) 18 : 109-166.
Monod T. 1956. — Hippidea et Brachyura ouest-africains. *Mémoires de l'Institut français d'Afrique Noire* 45 : 1-674.
Morgan G. J. 1990. — An introduced eastern Pacific majid crab from Cockburn Sound, Southwestern Australia. *Crustaceana* 58 (3): 316-317.
Muraoka K. 1977. — The larval stages of *Halicarcinus orientalis* Sakai and *Rhynchoplax messor* Stimpson reared in the laboratory (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Hymenosomatidae). *Zoological Magazine*, Tokyo 86 (2): 94-99.
Neumann R. 1878. — *Catalog der Podophthalmen Crustaceen des Heidelberges Museums*. Leipzig, 39 p.
Ng P. K. L. 1988. — *Elamenopsis mangalis* sp. nov., a new species of mangrove-dwelling hymenosomatid crab from Singapore (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 55 (3): 274-278.
— 1991. — *Cancrocaeca xenomorpha*, new genus and species, a blind troglobitic freshwater hymenosomatid (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from Sulawesi, Indonesia. *Raffles Bulletin of Zoology* 39 (1): 59-73.
— 1995. — On a collection of freshwater decapod crustaceans from the Kinabatangan River, Sabah, Malaysia, with descriptions of three new species. *Sabah Museum Journal* 1994 (1995) 1 (2): 73-92.
— 1995. — A new false spider crab, *Neorhynchoplax dentata* (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Hymenosomatidae), from northern Sarawak, East Malaysia. *Malayan Nature Journal* 49: 11-16.
Ng P. K. L. & Chuang C. T. N. 1996. — The Hymenosomatidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) of Southeast Asia, with notes on other species. *Raffles Bulletin of Zoology* Suppl. 3: 1-82.
Ng P. K. L. & Richer de Forges B. 1996. — The Hymenosomatidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) of New Caledonia, with descriptions of two new genera and two new species. *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (2): 263-276.
Ortmann A. 1893. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, VI. Theil. Abtheilung: Brachyura (Brachyura genuina Boas) I. Unterabtheilung: Majoidea und Cancroidea, 1. Section Portuninea. *Zoologische Jahrbucher* 7: 23-88.
— 1896. — Das System der Decapoden-Krebse. *Zoologische Jahrbucher* 9: 409-453.
Paula J. & Cartaxana A. 1991. — Complete larval development of the spider crab *Stenorhynchus lanceolatus* (Brullé, 1837) (Decapoda, Brachyura, Majidae), reared in the laboratory. *Crustaceana* 60 (2): 113-122.
Pérez C. 1928. — Évolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax dans la série des Décapodes Brachyures. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 186 : 648-650.
Rathbun M. J. 1925. — The spider crabs of America. *Bulletin of the United States national Museum* 129: xx + 613 p.
— 1926. — The fossil stalked-eyed Crustacea of the Pacific slope of North America. *Bulletin of the United States national Museum* 138: 1-155.
— 1935. Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geological Society of America* Special Paper (2): 1-160.
Rice A. L. 1980. — Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura. *Transactions of the Zoological Society of London* 35: 271-424.
— 1981a. — Crab zoeae and brachyuran classification: a re-appraisal. *Bulletin of the British Museum of Natural History* 40 (5): 287-296.
— 1981b. — The megalopa stage in brachyuran crabs. The Podotremata Guinot. *Journal of Natural History* 15: 1003-1011.
— 1983. — Zoeal evidence for brachyuran phylogeny: 313-329, *in* Schram F. R. (ed.), *Crustacean phylogeny*. Crustacean Issues. A. A. Balkema, Rotterdam & Boston.
— 1988. — The megalopa stage in majid crabs, with a review of spider crabs relationships based on larval characters: 27-46, *in* Fincham A. A. & Rainbow P. S., *Aspects of Decapod Crustacean Biology*. The Proceedings of a Symposium held at the Zoological Society of London on 8th and 9th April 1987, N° 59. The Zoological Society of London, Clarendon Press.
Richer de Forges B. 1976. — *Étude du crabe des îles Kerguelen* Halicarcinus planatus *(Fabricius) (Decapoda, Brachyura, Hymenosomatidae)*. Thèse présentée à l'Université Pierre et Marie Curie, Océanographie Biologique, Paris.
— 1977. — Étude du crabe des îles Kerguelen *Halicarcinus planatus* (Fabricius). *Comité National Français de la Recherche Antarctique* 42 : 71-133.
Richer de Forges B., Jamieson B. G. M., Guinot D. & Tudge C. C. sous presse. — Ultrastructure of the spermatozoa of Hymenosomatidae (Crustacea: Brachyura) and the relationships of the family. *Marine Biology*.
Saint Laurent M. de 1980. — Sur la classification et la phylogénie des Crustacés Décapodes Brachyoures. I. Podotremata Guinot, 1977, et Eubrachyura sect. nov. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 290 : 1265-1268. *Idem*. II. Heterotremata et Thoracotremata Guinot, 1977. *Ibid.* : 1317-1320.
Sakai T. 1938. — *Studies on the crabs of Japan, III. Brachygnatha, Oxyrhyncha*: 193-364. Tokyo, Yokkendo.
— 1976. — *Crabs of Japan and the Adjacent Seas*. Tokyo, Kodansha Ldt, 3 vol., xxix + 773 p. [en

anglais], 461 p. [en japonais], 16 p. et 251 pl.
Sandifer P. A. & Van Engel W. A. 1972. — Larval stages of the spider crab, *Anasimus latus* Rathbun, 1894 (Brachyura, Majidae, Inachinae) obtained in the laboratory. *Crustaceana* 23 (2): 141-151.
Schram F. R. 1986. — *Crustacea*. Oxford Univ. Press, 606 p.
Secretan S. sous presse. — The sella turcica of crabs and the endophragmal system of decapods, *in* Acta of the 6th Colloquium Crustacea Decapoda Mediterranea. *Journal of Natural History*.
Stebbing T. R. R. 1905. — Zoological Nomenclature: International Rules and others. *Journal of the Linnean Society of London* 29: 325-336.
Stephensen K. 1946. — The Brachyura of the Iranian Gulf. With an Appendix. The male pleopoda of the Brachyura: 57-237, in *Danish scientific Investigations in Iran*. Part IV. E. Muunksgaard, Copenhague.
Stevcic Z. 1974. — La structure céphalique et la classification des Décapodes Brachyoures. *Bioloski vestnik, Ljubljana* 22 (2): 241-250.
Stevcic Z. & Gore R. H. 1981. — Are the Oxyrhyncha a natural group? *Thalassia Jugoslavica* 17 (1): 1-16.
Stimpson W. 1858. — Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, C. Ringgold et J. Rodgers, observavit et descripsit. Pars V. Crustacea Ocypodoidea. *Proceedings of the Academy of natural Sciences, Philadelphia* 10: 93-110 (39-56).
— 1871. — Preliminary Report on the Crustacea dredged in the Gulf Stream in the Straits of Florida, by L. F. de Pourtales. Part I. Brachyura. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard* 2: 109-160.
Targioni Tozzetti A. 1877. — Crostacei Brachiuri e Anomouri, *in* Zoologia del viaggio intorno al globo della R. Pirocorvetta Magenta durante gli anni 1865-1868. *Pubblicazioni del R. Istituto di Studi superiore pratici e di Perfezionamento in Firenze* 1: xxix+257 p.
Tavares M. 1993. — Crustacea Decapoda : Les Cyclodorippidae et Cymonomidae de l'Indo-Ouest-Pacifique à l'exclusion du genre *Cymonomus*, *in* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes Musorstom, 10. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 156 : 253-313.
— 1994. — *Brachyoures bathyaux récoltés par le « Marion Dufresne » au large du Brésil. Systématique et phylogénie des Cyclodorippoidea mondiaux (Crustacea, Decapoda, Brachyura).* Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6. Océanologie Biologique. Soutenue le 17.02.1994, 324 p.
Tavares M. & Lemaitre R. 1996. — *Lonchodactylus messingi*, a new genus and species of Cyclodorippidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from the Bahamas. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 109 (3): 464-469.
Terada M. 1977. — On the zoea Larvae of Four Crabs of the Family Hymenosomidae. *Zoological Magazine*, Tokyo 86: 174-184.
Tesch J. J. 1918. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. I. Hymenosomidae, Retroplumidae, Ocypodidae, Grapsidae and Gecarcinidae. *Siboga-Expeditie* Monogr. xxxixc, livr. 82: 1-148.
Tirmizi N. M. & Kazmi Q. B. 1991. — Crustacea: Brachyura (Dromiacea, Archaeobrachyura, Oxystomata, Oxyrhyncha): 1-246, *in Marine Fauna of Pakistan*: 4. Publ. 1. BCCI Foundation Chair, Inst. of Marine Science, University of Karachi [Pour la correction de la date de parution, 1991 au lieu de 1988, *cf.* Holthuis L. B., MRCC Karachi, *Newsletter* 1992 1 (4): 3].
— 1991. — Larval development of two spider crabs reared in the laboratory, families Hymenosomatidae and Majidae. *Crustaceana* 53 (3): 281-291.
Van Straelen V. 1933. — Sur des Crustacés cénozoïques du Venezuela. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 9 (10) : 1-14.
Wear R. G. & Fielder D. R. 1985. — The Marine Fauna of New Zealand: Larvae of the Brachyura (Crustacea Decapoda). *Memoirs of the New Zealand oceanographic Institute* 92: 1-90.
Webber W. R. & Wear R. G. 1981. — Life history study on New Zealand Brachyura. 5. Larvae of the family Majidae. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 15 (4): 331-383.
White A. 1846. — Notes on four new genera of Crustacea. *Annals and Magazine of Natural History* (1) 18: 176-178.
Williams A. B. 1984. — *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Maine to Florida.* Smithsonian Institution Press, 550 p.
Williamson D. I. 1982. — Larval morphology and diversity: 43-110, *in* Bliss D. E. (ed.), The Biology of Crustacea, Vol. 2, Abele L. G. (ed.), *Embryology, morphology, and genetics*: xx + 440 p. Academic Press, New York.
— 1988a. — Evolutionary trends in larval form. *Symposia of the Zoological Society of London* 59: 11-25.
— 1992. — *Larvae and evolution: Toward a New Zoology*. New York and London, Chapman and Hall, vi + 223 p.
Williamson D. I. & Rice A. L. 1996. — Larval evolution in the Crustacea. *Crustaceana* 69 (3): 267-287.

Soumis pour publication le 16 décembre 1996 ;
accepté le 17 février 1997.

Redescription of three species of the genus *Stenaphorurella* Luciáñez *et* Simon (Collembola, Onychiuridae, Tullbergiinae)

Guzel M. KHANISLAMOVA
Department of Biochemistry and Cytochemistry,
Bashkir Science Centre, Academy of Science of Russia,
69 Prospekt Oktyabrya, 450054 Ufa (Russia)

Maria STERZYNSKA
Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences,
Wilcza 64, Pl-00 679 Warsaw (Poland)

Wanda M. WEINER
Institute of Systematics and Evolution of Animals,
Polish Academy of Sciences,
Slawkowska 17, Pl-31-016 (Poland)

KEY WORDS
Collembola,
Tullbergiinae,
taxonomy.

ABSTRACT
Three species of the genus *Stenaphorurella* Luciáñez *et* Simon, 1992 are redescribed (*S. quadrispina*, *S. lubbocki* and *S. denisi*). Their relationships are discussed.

MOTS CLÉS
Collembola,
Tullbergiinae,
taxonomie.

RÉSUMÉ
Trois espèces du genre *Stenaphorurella* Luciáñez *et* Simon, 1992 sont redécrites (*S. quadrispina*, *S. lubbocki* et *S. denisi*) et leurs caractères différentiels sont analysés.

INTRODUCTION

In 1992 Luciáñez & Simon created a new genus, *Stenaphorurella*, for *Stenaphorura quadrispina* Börner, 1901, *S. denisi* Bagnall, 1935, *S. parisi* Denis, 1943 and *S. gibsoni* Murphy, 1965. They restricted the genus *Stenaphorura* Absolon, 1900 to the type species, *S. japygiformis* Absolon, 1900, which has two dorsolateral sensory clubs in the antenna III-organ, whereas *Stenaphorurella* has three sensory clubs in this position. Following Gisin (1944), they treated *S. axelsoni* Bagnall, 1935, *S. lubbocki* Bagnall, 1935 and *S. absoloni* Bagnall, 1936 as synonyms of *S. quadrispina*. Stach (1954), Gisin (1960), Palissa (1964) and more recently Zimdars & Dunger (1994) accepted this synonymy. However, *S. denisi* and *S. parisi* were treated as separate species (Zimdars & Dunger 1994).

Among the material from our own field investigations, as well as in other materials from Byelorussia, Lithuania, Luxembourg, Poland and Russia, we have identified three species belonging to the genus *Stenaphorurella*: *S. quadrispina*, *S. lubbocki* and *S. denisi*. Having examined these material and the available types of *S. lubbocki*, *S. denisi* and *S. parisi*, we came to the conclusion that *S. lubbocki* is a good species and must be restored, while *S. parisi* should be synonymized with *S. denisi*.
Here we present redescriptions of *S. quadrispina*, *S. lubbocki* and *S. denisi*, using chaetotactic nomenclature after Rusek (1971), Luciáñez & Simon (1992), Zimdars & Dunger (1994).

Stenaphorurella quadrispina (Börner, 1901)

Stenaphorura quadrispina Börner, 1901: 699.

Stenaphorura absoloni Bagnall, 1936: 40.

Stenaphorura axelsoni Bagnall, 1935: 172.

MATERIAL EXAMINED. — **Lithunia.** Oak wood, 29.VII.1984, 7 specimens, 1.X.1984, 3 specimens.
Russia. Archangielsk Region, spruce forest with *Vaccinium myrtylli*, 15.VIII.1980, 1 specimen. — Moscow Region, fields, 1982, 3 specimens, coll. G. Kapin. — Tatarstan, meadow, July 1982, 1 specimen, coll. T. Artemjeva (all specimens from the former Soviet Union are in the collection of the Moscow Pedagogical University).
Luxembourg. Am Partumka, cultivated soil, 16.IV.1991, 1 specimen, coll. A. Theves (collection of The Natural History Museum of Luxembourg).

DIAGNOSIS
Body elongated. Formula of pseudocelli 11/111/11111. Antennal segment IV with five sensilla, in antenna III-organ three sensory clubs. Postantennal organ with simple or bilobated vesicles in three rows. Unpaired seta m0 on abdominal tergite IV absent. In row m on abdominal tergite VI, setae m0 and m3 are present; setae m1 and m2 absent.

REDESCRIPTION
Body (without antennae) 0.8-1 mm. Colour white in alcohol. Granulation fine. Only in the lateral parts of tergites granulation slightly coarse, on the last abdominal tergite coarse.
Pseudocellar formula per half tergite: 11/111/11111. Pseudocelli on thoracic tergites II-III and abdominal tergites I-IV near the borderline between coarse and fine granulation.
Antennal segment IV with five thickened a-e sensilla, microsensillum, subapical organite and small globular apical vesicle. Antenna III-organ with four guard setae, two sensory rods protected by integumentary folds, with three thick, cylindrical sensory clubs, and thick long bent sensory club on ventral side of this segment (Fig. 2A). Antennal segments II and I with eleven and six setae respectively.
Postantennal organ 3.5 times longer than the nearest pseudocellus, with 40-50 vesicles, simple or slightly bilobate on the top, usually in three rows (Fig. 2B).
Chaetotaxy as in figures 1, 2C, D, with macrochaetae, mesochaetae and microchaetae. Dorsal chaetotaxy as in figure 1. Sensory setae (s) well marked only on thoracic tergites II and III (1.5 times longer than a2), on abdominal tergites IV and V very slightly marked. Microsensilla (ms) on thoracic tergites II and III present. On the head, seta p2 1.75-2 times longer than p1. Abdominal tergite VI with two pairs of anal spines on distinct papillae, with two unpaired setae (a0 and m0), without setae m1 and m2, with seta m3 in lateral position, behind papillae of anterior spines (Fig. 1).

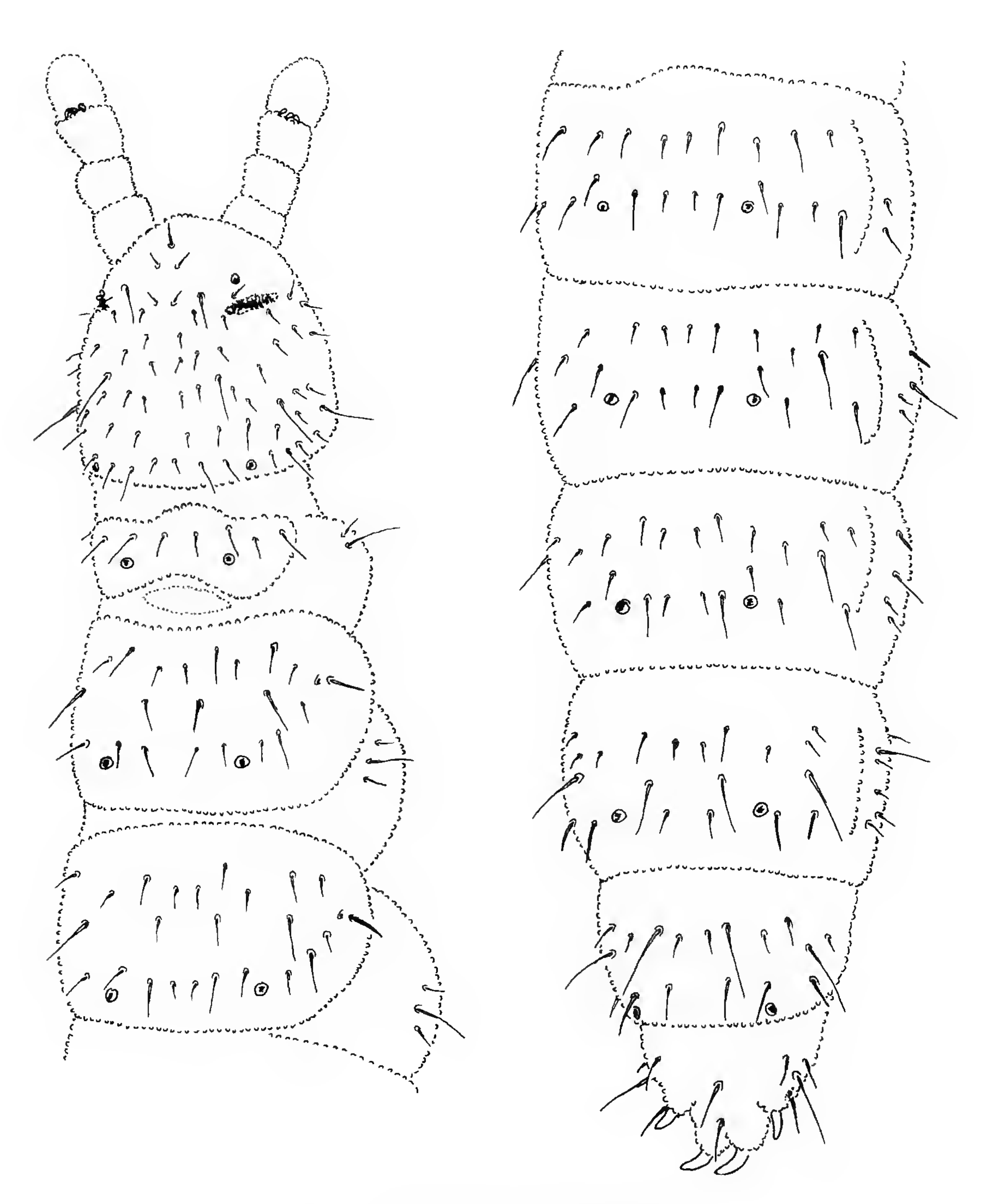


FIG. 1. — *Stenaphorurella quadrispina*. Dorsal chaetotaxy.

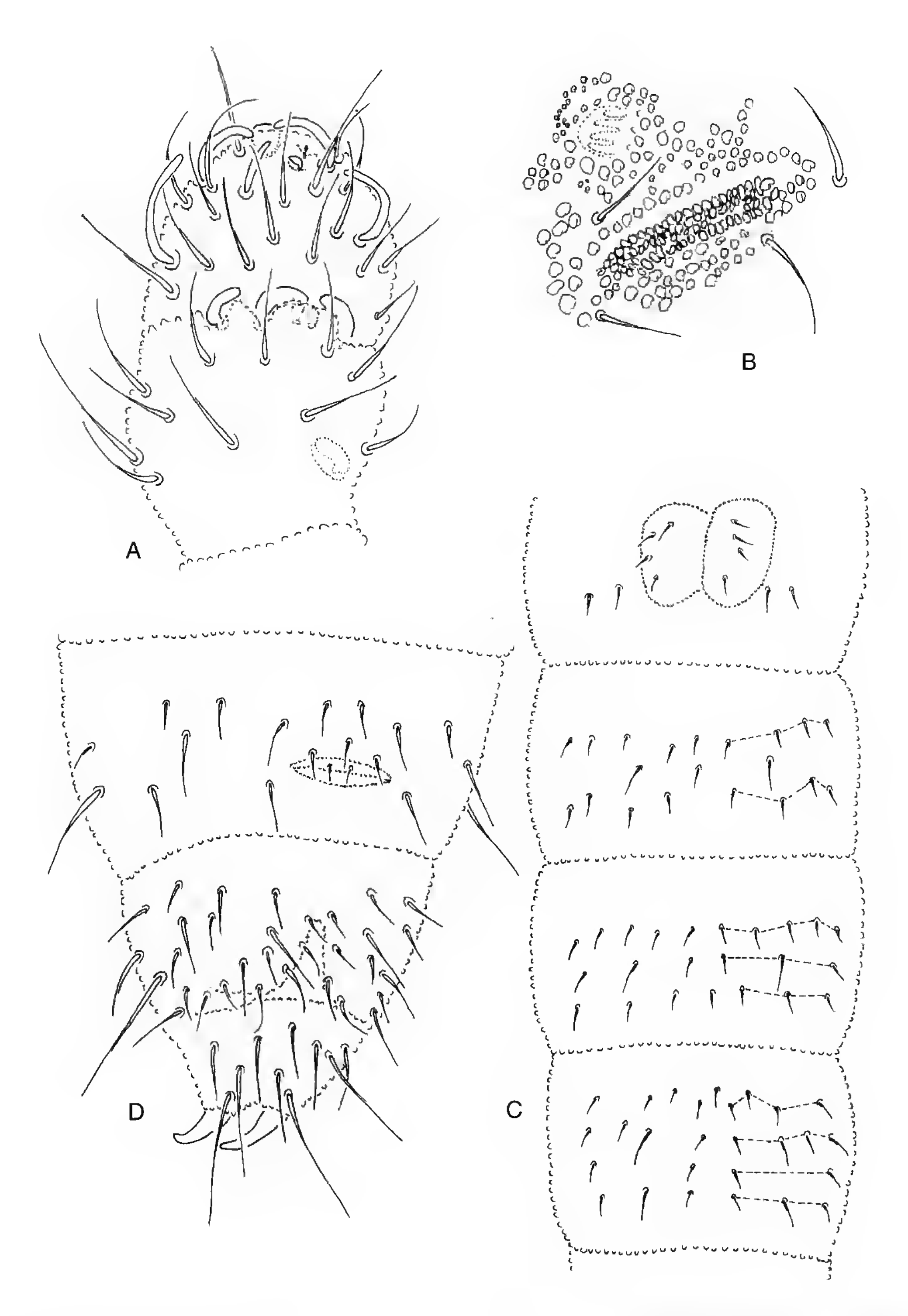


FIG. 2. — *Stenaphorurella quadrispina*. **A**, antennal segments III and IV; **B**, postantennal organ with pseudocellus; **C**, abdominal sternites I-IV; **D**, abdominal sternites V-VI.

Formula of dorsal chaetotaxy as below:

	th. I	th. II	th. III	abd. I
a	-	10 (1)	10 (1)	10 (4)
m	-	6 (2)	6 (2)	-
p	8	10 (3)	12	12 (5)

	abd. II	abd. III	abd. IV	abd. V
a	12	12	10 (8)	10 (11)
m	2 (6)	2 (6)	4 (9)	2 (6)
p	10 (7)	10 (7)	6 (10)	6 (12)

(1), a4 absent; **(2)**, m1/2 (= m1 for abdominal tergite III) = microchaeta, m5 = mesochaeta, m7 = seta s present, microsensilla (ms) in position of m6; **(3)**, p1 absent; **(4)**, a4 absent, a5 = mesochaeta; **(5)**, p2 = macrochaeta; **(6)**, only m5 = macrochaeta present; **(7)**, p2 = macrochaeta, p5 absent; **(8)**, a3 absent; **(9)**, m2 = mesochaeta, m5 = mactochaeta present; **(10)**, p2, p4 = seta s, p5 = seta s present; **(11)**, a2 = macrochaeta, a5 absent; **(12)**, p2, p3 = seta s, p5 = seta s present.

Subcoxae I, II, III with respectively 2, 3, 3 setae, pleurites of abdominal segments I-V with 2, 4, 4, 6 (7), 1 setae. On abdominal pleurites II and III, anterior setae as small sensory setae (s).
Ventral chaetotaxy as in figure 2C, D. Ventral tube with 4 + 4 setae and with 2 + 2 basal setae. Abdominal sternite IV with four rows of setae; row m with 4 + 4 setae. Seta a0 present.
Tibiotarsi I, II, III with 13, 13, 12 setae respectively. Claw without teeth. Empodium triangular in shape, empodial appendage absent.

Discussion
See under *S. lubbocki*.

Stenaphorurella lubbocki (Bagnall, 1935) comb. nov.

Stenaphorura lubbocki Bagnall, 1935: 173.

Material examined. — **England.** Danes Dyke, near Flamborough, E. Yorks, 4\s (sic!), August 1934 (lectotype from the Natural History Museum of London, Bagnall collection, designed by J. Rusek in 1976).
Poland. Belsk near Grojec, orchard, 10.III.1983, 2 specimens, coll. M. Sterzynska. — Wroclaw-Pawlowice, sugar beet field, 15.IV.1988, 15.V.1988, 2 specimens, coll. M. Hurej. — Pieniny Mts., Polana Wyrobek, "Pieniny meadow", 30.IV.1972, 3 specimens, coll. W. M. Weiner.
Byelorussia. Villages Griniova, meadow, 10.VIII.1982, 4 specimens (collection of the Moscow Pedagogical University).
Russia. Kazachstan, Narzumskij Reserve (295), 1977, 3 specimens, coll. E. Tiereszkowa (collection of the Moscow Pedagogical University).

Diagnosis
Body elongated. Formula of pseudocelli 11/111/11111. Antennal segment IV with five sensilla, three sensory clubs in antenna III-organ. Postantennal organ 5-6 times longer than diameter of the nearest pseudocellus, elongated, narrow, slightly S-curved, with 50-70 simple vesicles in two rows. Seta p0 of abdominal tergite IV present. Row m on abdominal tergite VI with setae m0 and m1 between anterior pair of anal spines.

Redescription
Body (without antennae) 1-1.4 mm. Colour white in alcohol. Granulation rather fine, on the medial parts of tergites more coarse, on the last abdominal tergite coarse.
Pseudocelli per half tergite: 11/111/11111. Pseudocelli on thoracic tergites II-III and abdominal tergites I-IV some distance from the borderline between coarse and fine granulation (3-4 rows of fine grains).
Antennal segment IV with five thickened sensilla a-e, one microsensillum, subapical organite and globular apical vesicle. Antenna III-organ with four guard setae, two small sensory rods protected by integumentary fold, with three thick, cylindrical, sensory clubs, and thick long bent sensory club on ventral side of this segment (Fig. 4A). Antennal segments II and I with eleven and six setae respectively.
Postantennal organ 5-6 times longer than diameter of the nearest pseudocellus, elongated, narrow, slightly S-curved with 50-70 simple vesicles in two parallel rows. One or two simple vesicles between them (Fig. 4B).
Chaetotaxy as in figures 3, 4C, D, with well differentiated macrochaetae, mesochaetae and microchaetae. Dorsal chaetotaxy as in figure 3. Sensory setae (s) well marked on thoracic tergites II and III (1.5 times longer than a2), slightly marked on abdominal tergites IV and V. Microsensilla (ms) on thoracic tergites II and III

present. On the head, seta p2 3 times longer than p1. Unpaired seta m0 present on abdominal tergite IV. Abdominal tergite VI with two pairs of anal spines on distinct papillae, with unpaired setae (a0 and m0), with setae m1 between anterior spines, without m2 and m3 (Fig. 3).

Formula of dorsal chaetotaxy as below:

	th. I	th. II	th. III	abd. I
a	-	10 (1)	10 (1)	10 (4)
m	-	6 (2)	6 (2)	-
p	8	10 (3)	12	12 (5)

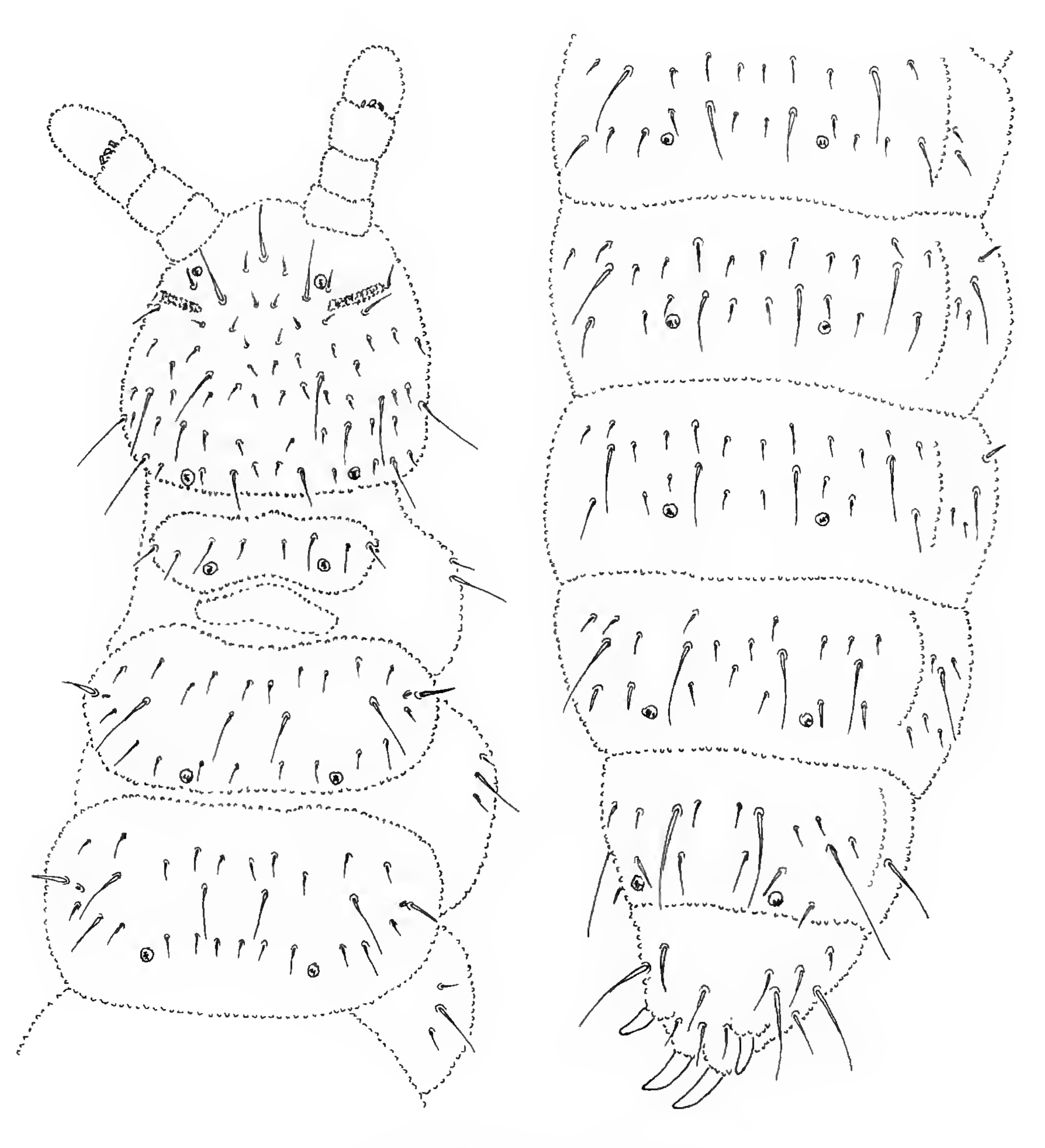


FIG. 3. — *Stenaphorurella lubbocki*. Dorsal chaetotaxy.

	abd. II	abd. III	abd. IV	abd. V
a	12	12	10 (8)	10 (11)
m	2 (6)	2 (6)	5 (9)	2 (12)
p	10 (7)	10 (7)	6 (10)	6 (13)

(**1**), a4 absent; (**2**), m1/2 = macrochaeta, m5 = macrochaeta, m7 = seta s present, microsensilla (ms) in position of m6; (**3**), p1 absent; (**4**), a4 absent; (**5**), 2 = macrochaeta; (**6**), only m5 = macrochaeta present; (**7**), p2 = macrochaeta, p5 absent; (**8**), a3 absent; (**9**), m0, m2 = macrochaeta, m5 = macrochaeta present; (**10**), p2, p4 = seta s, p5 = seta s present; (**11**), a2 = macrochaeta, a5 absent; (**12**), only m5 = macrochaeta present; (**13**), p2, p3 = seta s, p5 = seta s present.

Subcoxae I, II, III with respectively 2, 3, 3 setae, pleurites of abdominal segments I-V with 2, 4, 4, 6 (7), 1 setae. On abdominal pleurites II and III anterior setae as small sensory setae (s).

Ventral chaetotaxy as in figure 4C, D. Ventral tube with 4 + 4 setae and with 2 + 2 basal setae. Abdominal sternite IV with four rows of setae; usually with unpaired seta a0 and with 3 + 3 setae in row m.

Tibiotarsi I, II, III with 13, 13, 12 setae respectively. Claw without teeth. Empodium triangular in shape, empodial appendage absent.

DISCUSSION

This species differs from *S. quadrispina* in many morphological characters. The postantennal organ has a different construction: *S. quadrispina* has three rows, with 40-50 vesicles (3.5 times longer than the nearest pseudocellus), whilst there are two rows in *S. lubbocki*, with 50-70 vesicles (5-6 times longer than the diameter of the nearest pseudocellus). The other distinguishing characters concern the chaetotaxy. Setae m2 on thoracic tergite III are mesochaetae in *S. quadrispina* and macrochaetae in *S. lubbocki*. On abdominal tergites II and III, setae p3 and p4 are mesochaetae in the first species and microchaetae in the latter. Seta m0 of abdominal tergite IV is only present in *S. lubbocki*. In *S. lubbocki*, two pairs of setae are transformed into thick and short sensory setae (s) on abdominal tergites IV-V. The most spectacular character is the presence of setae m1 on abdominal tergite VI, between the anterior pair of anal spines, in *S. lubbocki*, and their absence in *S. quadrispina*. In the latter, setae m3 are present behind papillae of the anterior spines. In the ventral chaetotaxy, row m of abdominal segment IV has four setae in *S. quadrispina*, but only three in *S. lubbocki*.

Stenaphorurella denisi (Bagnall, 1935)

Stenaphorura denisi Bagnall, 1935: 172.

Tullbergia Parisi Denis, 1943 syn. nov.: 29.

(= *Stenaphorurella parisi* after Luciáñez *et* Simon, 1992)

MATERIAL EXAMINED. — **England.** Speaton, E Yorkshire, 30.IX.1934 (holotype female in the Natural History Museum, Bagnall Coll., Brit. Mus. 1959-591).

France. Marsannay, Côte-d'Or, Combe du Pré, sous pierres (under stones), 14.XII.1941, 6 specimens, coll. J.-R. Denis. — Brunoy, 2.X.1973, 1 specimen, coll. J. Najt.

Luxembourg. Am Partumka, cultivated soil, 16.IV.1991, 1 specimen (L-91-0), coll. A. Theves. — Baschleiden, in garden, soil between red and white currant shrubs, 24.IV.1994, 4 specimens, coll. N. Stomp, W. M. Weiner.

DIAGNOSIS

Body elongated. Formula of pseudocelli 11/111/11121. Antennal segment IV with a swollen smooth area on the top, five sensilla a-e, three sensory clubs in antenna III-organ. Postantennal organ three times longer than the diameter of pseudocellus, elliptical with simple vesicles in two-three irregular rows. Abdominal tergite VI with two pairs of anal spines on distinct papillae and with a pair of cuticular protuberances with one seta on top.

REDESCRIPTION

Body 1-1.3 mm (1.26 mm for holotype). Colour white in alcohol. Granulation fine, only on the lateral parts of tergites slightly coarse, on the last abdominal tergite coarse.

Pseudocelli present: 11/111/11121.

Antennal segment IV with five thickened sensilla a-e, one microsensillum, subapical organite and swollen smooth area on top. Antenna III-organ with four guard setae, two small sensory rods protected by integumentary fold, with three

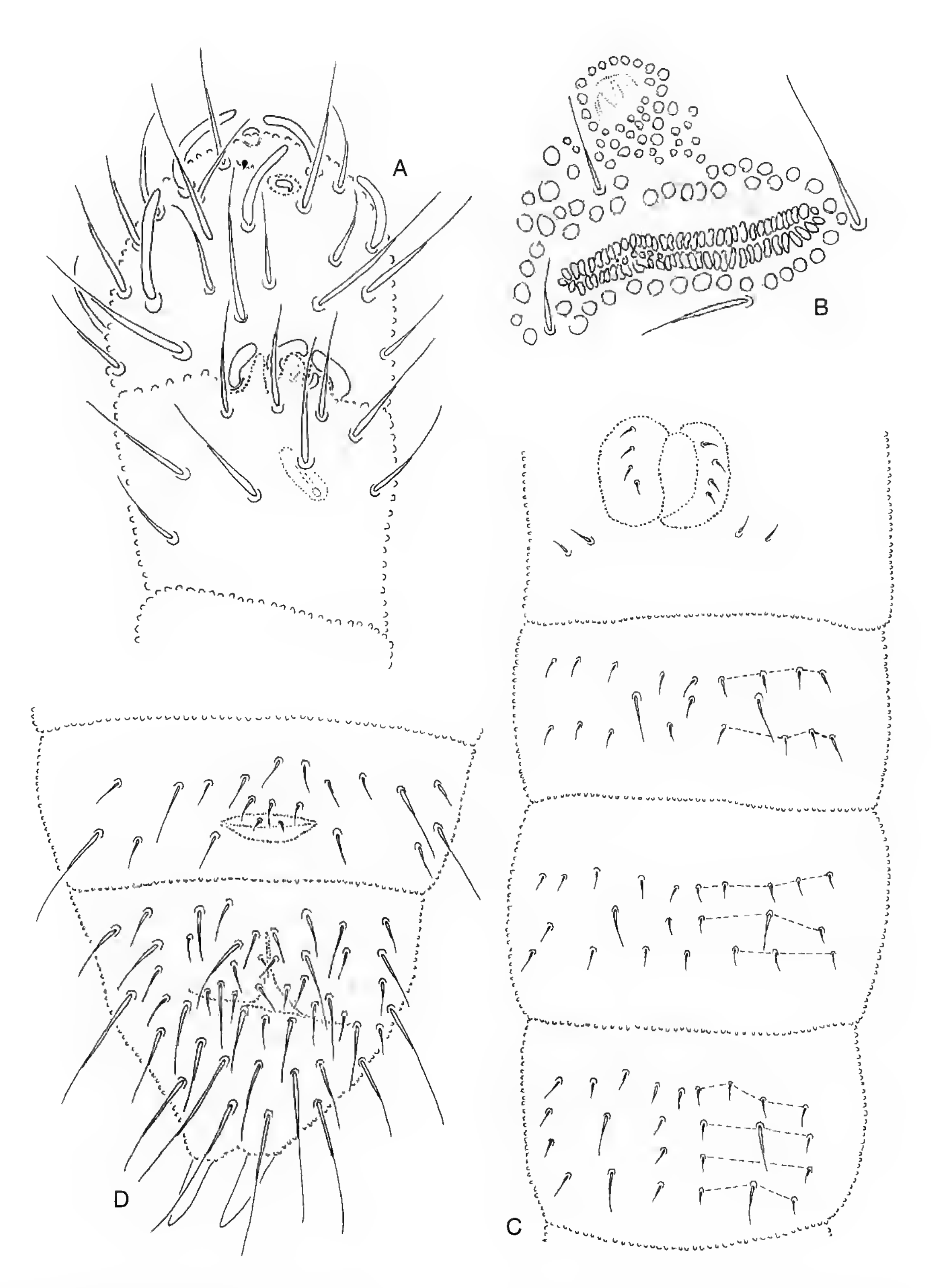


FIG. 4. — *Stenaphorurella lubbocki*. **A**, antennal segments III and IV; **B**, postantennal organ with pseudocellus; **C**, abdominal sternites I-IV; **D**, abdominal sternites V-VI.

thick, cylindrical sensory clubs, and thick long bent sensory club on ventral side of this segment (Fig. 6A). Antennal segments II and I with eleven and six setae respectively.

Postantennal organ elliptical, three times longer than the diameter of nearest pseudocellus. It consisrs of 50-60 simple vesicles in two or three rows (Fig. 6B).

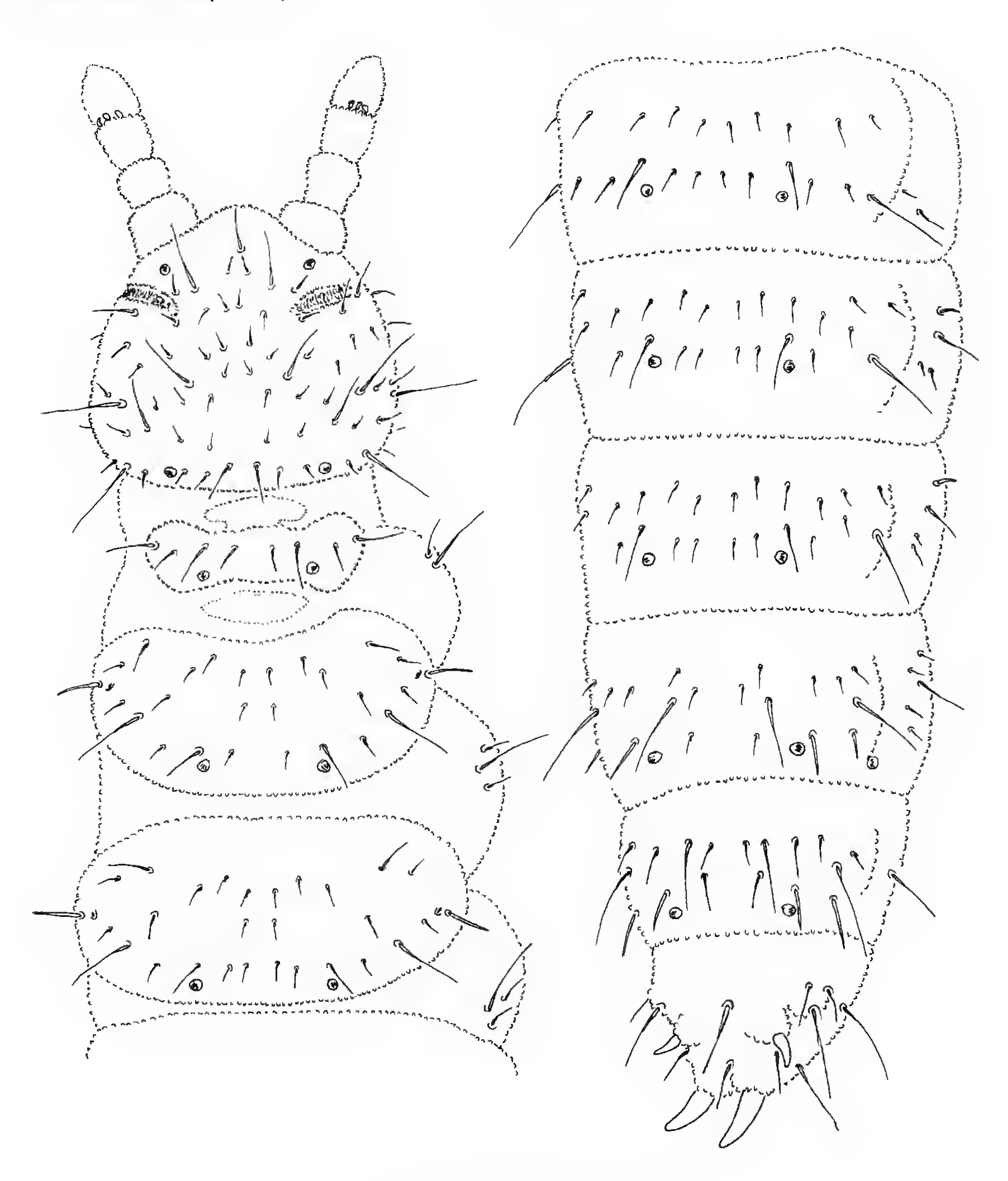


FIG. 5. — *Stenaphorurella denisi*. Dorsal chaetotaxy.

Chaetotaxy as in figures 5, 6C, D, with macrochaetae and microchaetae well differentiated. Dorsal chaetotaxy as in figure 6A. Sensory setae (s) weakly marked on thoracic II-III and on abdominal tergites IV-V. Microsensilla (ms) on thoracic tergites II and III present. On the head, seta p1 two times longer than p2. On abdominal tergite VI, two pairs of anal spines on distinct papillae and a pair of cuticular protuberances with one seta on the top and with two setae above them. Seta a0 almost two times longer than m0, setae m1 and m2 absent, setae m3 in lateral position under papillae of anterior anal spines (Fig. 6A).

Formula of dorsal chaetotaxy as below:

	th. I	th. II	th. III	abd. I
a	-	10 (1)	10 (1)	10 (5)
m	-	6 (2)	6 (2)	-
p	8	10 (3)	12 (4)	12 (6)

	abd. II	abd. III	abd. IV	abd. V
a	12	12	10 (9)	10 (12)
m	2 (7)	2 (7)	4 (10)	2 (13)
p	10 (8)	10 (8)	6 (11)	6 (14)

(**1**), a4 absent; (**2**), m1 = microchaeta, m4 = microchaeta, m7 = seta s present, microsensilla in position of m6; (**3**), p1 absent, p5 = macrochaeta; (**4**), p5 = macrochaeta; (**5**), a4 absent, a5 = microchaeta (rather than mesochaeta); (**6**), p2 = microchaeta, p3 = mesochaeta, p6 = macrochaeta; (**7**), m5 = microchaeta present; (**8**), p3 = mesochaeta, p6 = macrochaeta; (**9**), a3 absent; (**10**), m2 = macrochaeta, m5 = macrochaeta present; (**11**), p2 = microchaeta, p4 = mesochaeta (seta s), p5 = microchaeta (seta s) present; (**12**), a2 = macrochaeta, a5 absent; (**13**), only m5 = macrochaeta present; (**14**), p2, p3 = seta s, p5 = seta s present.

Subcoxae I, II, III with respectively 2, 3, 3 setae, pleurites of abdominal segments I-V with 2, 4, 4, 6, 1 setae. On abdominal pleurites II and III anterior setae as sensory setae (s).

Ventral chaetotaxy as in figure 6C, D. Ventral tube with 4 + 4 setae and with 2 + 2 basal setae. Abdominal sternite IV with four rows of setae; row m with 3 + 3 setae, seta a0 absent.

Tibiotarsi I, II, III with 13, 13, 12 setae respectively. Claw without teeth, empodium triangular in shape, empodial appendage absent.

Discussion

Stenaphorura denisi differs from *S. quadrispina* and *S. lubbocki* by its different pseudocellar formula (11/111/11121 in *S. denisi* and 11/111/11111 in the other two species); by the presence of a swollen, finely granulated area at the tip of antennal segment IV; and by the presence of a pair of cuticular protuberances on abdominal tergite VI. Further distinguishing characters are found in the chaetotaxy. On the head of *S. quadrispina* and *S. lubbocki* seta p1 < p2, whereas in *S. denisi* p1 > p2. Setae in row m on thoracic tergites II-III and abdominal tergites II-III are microchaetae in *S. denisi*, but are macrochaetae in *S. lubbocki* and micro-mesochaetae in *S. quadrispina*. Abdominal tergites I-III have setae p2 < p3 in *S. denisi* and p2 > p3 in the other two species.

Both the original descriptions and figures of *S. denisi* (Bagnall, 1935) and *S. parisi* (Denis, 1943) contain several mistakes.

In the description of Bagnall (1935) the other pseudocellar formula is given as 1 + 1 pseudocelli on abdominal tergite IV, while the type material shows the formula 2 + 2. In figure 6 (Bagnall 1935) three setae of anterior row of abdominal tergite VI are figured. In reality, these setae are not situated on the tergite of the holotype, being in fact the setae of sternite VI, visible through the tergite by transparency.

Denis (1943) noticed that the postantennal organ appears to have four rows of vesicles, but on the lectotype of *S. parisi* (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) the postantennal organ has 2-3 rows, exactly as in *S. denisi*.

Denis (1943, fig. 4) illustrated setae p2 on abdominal tergite V as being absent. In reality they are present in the slide-mounted specimens. Also seta a0 on abdominal tergite VI is drawn too short: this seta is twice as long as seta m0 on the lectotype. Denis also indicated (in the description and in figure 3), that a small, clear empodial appendage was present. In fact, this is due to a misinterpretation of one of the pretarsal setae.

Acknowledgements

We are most grateful to all those who made the material described here available to us: Melanie West (The Natural History Museum, London),

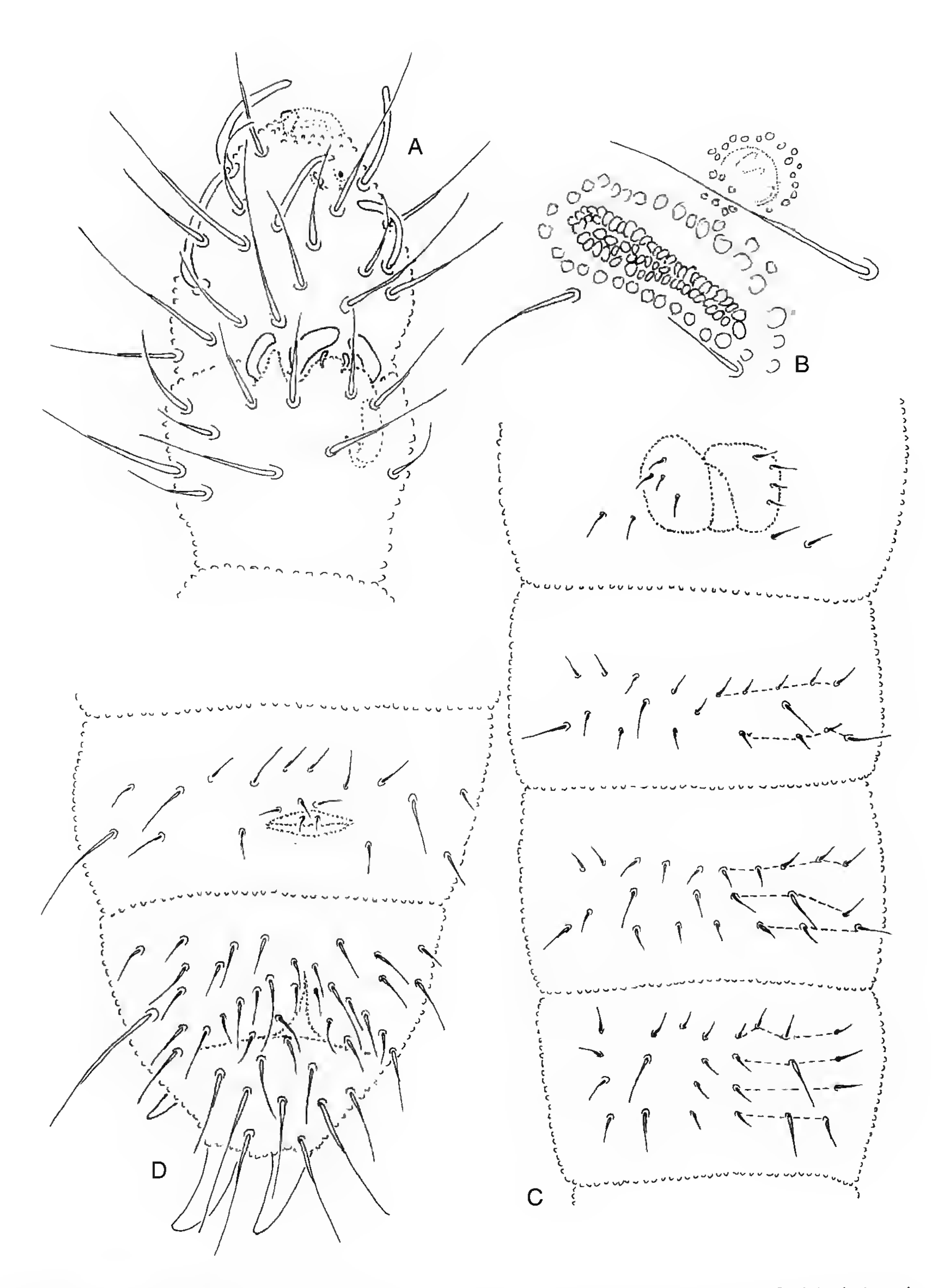


Fig. 6. — *Stenaphorurella denisi*. **A**, antennal segments III and IV; **B**, postantennal organ with pseudocellus; **C**, abdominal sternites I-IV; **D**, abdominal sternites V-VI.

Judith Najt and Jean-Marc Thibaud (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). We also used material from collections deposited in the Moscow Pedagogical University (Moscow) and the Musée national d'Histoire naturelle (Luxembourg).

REFERENCES

Bagnall R. S. 1935. — The British Tullbergiinae. Pt. I. *The Entomologist's Monthly Magazine* 71: 164-173.

Denis J.-R. 1943. — Sur la faune française des Aptérygotes (XXII Note), avec le species de la sous-famille Tullbergiinae Bagnall, 1935. *Bulletin Scientifique de Bourgogne* (1941-1944) 10 (11) : 29-44.

Gisin H. 1944. — Materialen zur Revision der Collembolen. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 19 (4/5): 121-156.

— 1960. — *Collembolenfauna Europas*. Muséum d'Histoire Naturelle, Genève, 312 p.

Luciáñez M. J. & Simon J. C. 1992. — Un nuevo genero y dos neuvas tribus de Tullbergiinae (Collembola, Onychiuridae) de la Peninsula Iberica. *Eos* 68 (2): 105-114.

Palissa A. 1964. — Apterygot, *in* Brohmer P., Ehrmann P. & Ulmer G. (eds), *Die Tierwelt Mitteleuropas* 4 (1a): 1-407.

Rusek J. 1971. — Zur Taxonomie der *Tullbergia* (*Mesaphorura*) *krausbaueri* (Börner) und ihrer Verdwandten (Collembola). *Acta Entomologica bohemoslovaca* 68 (30): 188-206.

Stach J. 1954. — *The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family: Onychiuridae*. Polska Akademia Nauk, Instytut Zoologiczny, Kraków, 219 p.

Zimdars B. & Dunger W. 1994. — Tullbergiinae, *in* Dunger W. (ed.), *Palearctic Collembola, Abhandlungen und Berichte Naturkundemuseums*, Görlitz 68 (4): 1-71.

Submitted for publication on 6 May 1996;
accepted on 2 December 1996.

Two new species of *Dicysta* (Hemiptera, Tingidae) from New Caledonia

Éric GUILBERT
Laboratoire d'Entomologie et EP 90 CNRS,
Muséum national d'Histoire naturelle, 45 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

KEY WORDS
Hemiptera,
Tingidae,
Dicysta,
taxonomy,
new species,
New Caledonia.

ABSTRACT
Two new species belonging to the genus *Dicysta* Champion are described from New Caledonia, being the first record of this genus from the island. Both species were found in dense evergreen forest, in two patches differing in their botanical composition.

MOTS CLÉS
Hemiptera,
Tingidae,
Dicysta,
taxonomie,
nouvelles espèces,
Nouvelle-Calédonie.

RÉSUMÉ
Dans ce travail, nous décrivons deux nouvelles espèces de Nouvelle-Calédonie appartenant au genre *Dicysta* Champion. Il s'agit de la première mention du genre pour cette île. Les deux espèces se trouvent en forêt dense humide, dans deux sites de composition botanique différente.

INTRODUCTION

In order to study the community structure of canopy arthropods in primary forest in New Caledonia, the arthropods have been sampled by insecticide knockdown (Guilbert *et al.* 1994). The community structure is different between forests at the level of families (Guilbert *et al.* 1994, 1995), and at the specific level for the Formicidae (Guilbert & Casevitz-Weulersse 1997). The lacebugs (Tingidae, Hemiptera) are represented by 441 individuals in the samples, which will be identified for further study of their community structure.

Lacebugs were formely known in New Caledonia by seven species, all of them endemic: *Agaotingis australis* (Montrouzier), *Corinthius typicus* Distant, *Epimixia nigriceps* (Signoret), *Nobarnus signatus* (Distant), *Nobarnus typicus* Distant, *Paracopium caledonicum* Drake and *Physatocheila irregularis* Montrouzier. Two species of the genus *Dicysta* Champion are described here, representing the first record of this genus from New Caledonia. All other species of *Dicysta* were described from South America (Brazil, Panama, Paraguay and Peru), except for *D. cara* Drake, 1939 and *D. parilis* Drake, 1939, which were described from Queensland (Australia).

Dicysta neocaledonica n.sp.
(Figs 1, 2)

Type locality. — **New Caledonia.** Rivière Bleue (P6, see later), alt. 160 m, sampled by fogging, 16.VII.1992, holotype ♂ and 15 paratypes, 8 ♂♂, 7 ♀♀ (deposited at MNHN, Paris).

Derivatio nominis. — This name refers to the country from where it was collected.

Description

White, hyaline, iridescent, sometime slightly brownish-testaceous; body pale ventrally, sometimes brown, with some veinlets brownish. Pronotum, legs and antennae brownish-testaceous. Length 3.28 mm, width at widest part 2.08 mm.

Head very short, without cephalic spines, concealed by an overhanging hood, bucculae areolate and closed in front, rostrum extending beyond the metasternum. Antennae long, slender, sparsely pubescent, last joint slightly stouter, joints measurements (in mm): I, 0.27; II, 0.08; III, 1.09; IV, 0.48. Legs long, slender, slightly pubescent.

Pronotum moderately convex, not punctate, glabrous, lateral carinae absent, median carina as

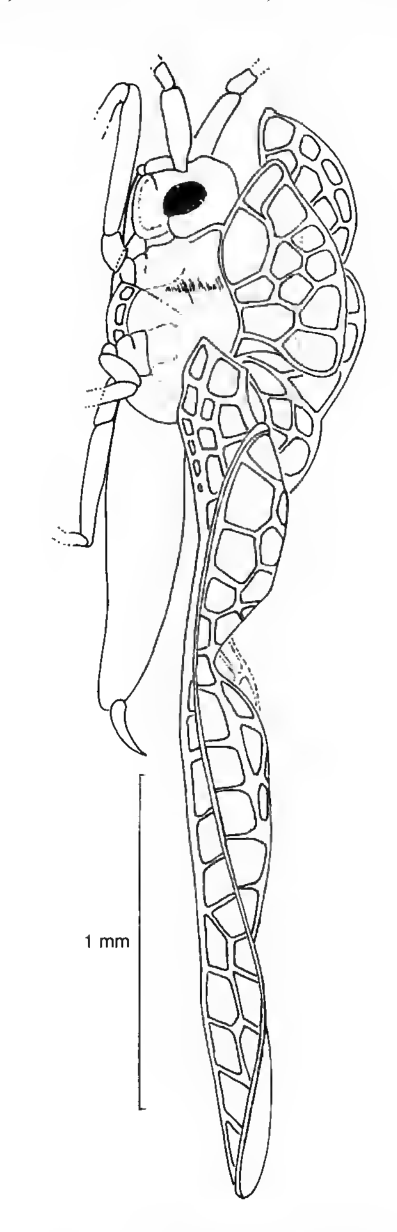


Fig. 1. — *Dicysta neocaledonica* n.sp., profile.

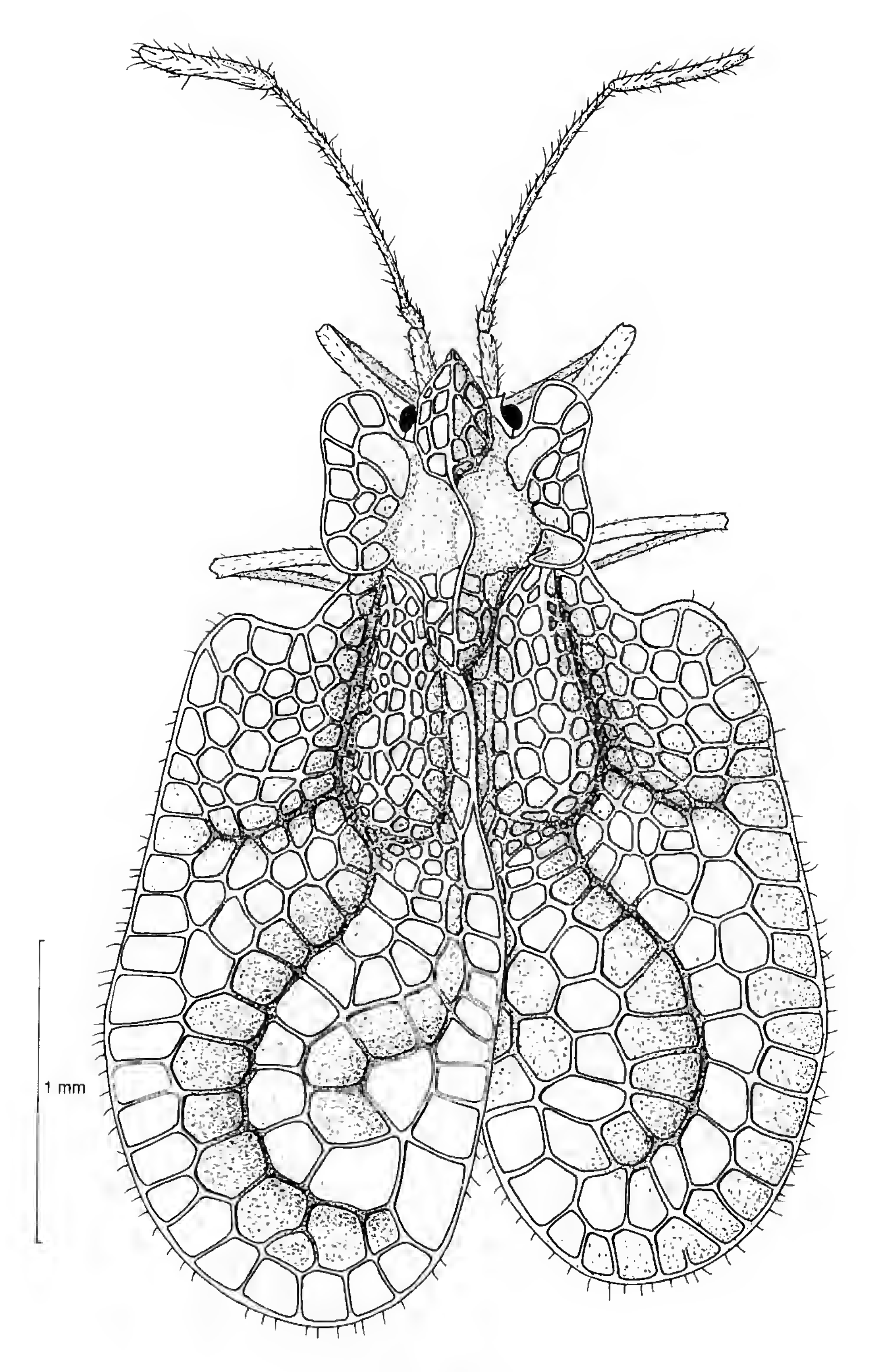


FIG. 2. — *Dicysta neocaledonica* n.sp., habitus.

high as the hood at the top of the crest and as long as the hood. Posterior pronotal process inflated. Hood shorter than the median carina, longer than wide, narrowed anteriorly, covering entire head except the eyes, which are visible from above, extending slightly beyond apices of the first antennal joint. Paranota wide, reflexed upward, slightly constricted laterally, with two or three rows of areolae at the widest part.

Hemelytra posteriorly divergent with apices widely separated, much longer and wider than the abdomen, sharply widened from the base, lateral margins finely serrate near the base and clothed with short pale hairs; dorsal surface with some scattered fine hairs; costal area very wide, five areolae, deep at base, although these are rather small, biseriate at apex, the areolae larger than at base. Subcostal and discoidal areas strongly elevated, forming a prominent tumid area; sutural area uniseriate along the side of discoidal area, biseriate thereafter.

Dicysta serrata n.sp.
(Figs 3, 4)

TYPE LOCALITY. — **New Caledonia.** Rivière Bleue (P7 see later), alt. 170 m, sampled by fogging, 17.VII.1992, holotype ♂ and 5 paratypes, 3 ♂♂, 2 ♀♀ (MNHN, Paris).

DERIVATIO NOMINIS. — The name refers to the finely serrate margins of various parts of the hemelytra, the paranota and the hood.

DESCRIPTION

White, hyaline, iridescent; body brown ventrally, with veins and veinlets brownish. Pronotum brownish-testaceous. Legs and antennae pale. Length 3.20 mm, width at widest part 2.69 mm.

Head very short, without cephalic spines, concealed by an overhanging hood, bucculae areolate and closed in front, rostrum extending beyond the metasternum. Antennae long, slender, sparsely pubescent, last joint slightly stouter, joint measurements (in mm): I, 0.22; II, 0.08; III, 0.70; IV, 0.42. Legs long, slender, slightly pubescent.

Pronotum moderately convex, not punctured, glabrous, lateral carinae absent, median carina high, higher than the hood at top of crest, slightly shorter than the hood. Posterior pronotal process inflated. Hood longer than the median carina, longer than wide, narrowed anteriorly, covering entire head except the eyes, which are visible from above, extending beyond apices of the first antennal joint, finely serrate at the tip and sides. Paranota wide, reflexed upward, slightly constricted laterally, bearing two rows of areolae, finely serrate with four to seven small spines anteriorly.

Hemelytra divergent posteriorly, with apices widely separated, much longer and wider than

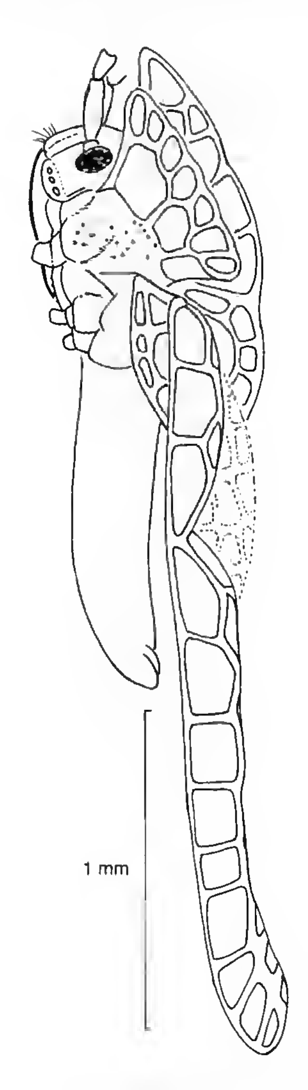


FIG. 3. — *Dicysta serrata* n.sp., profile.

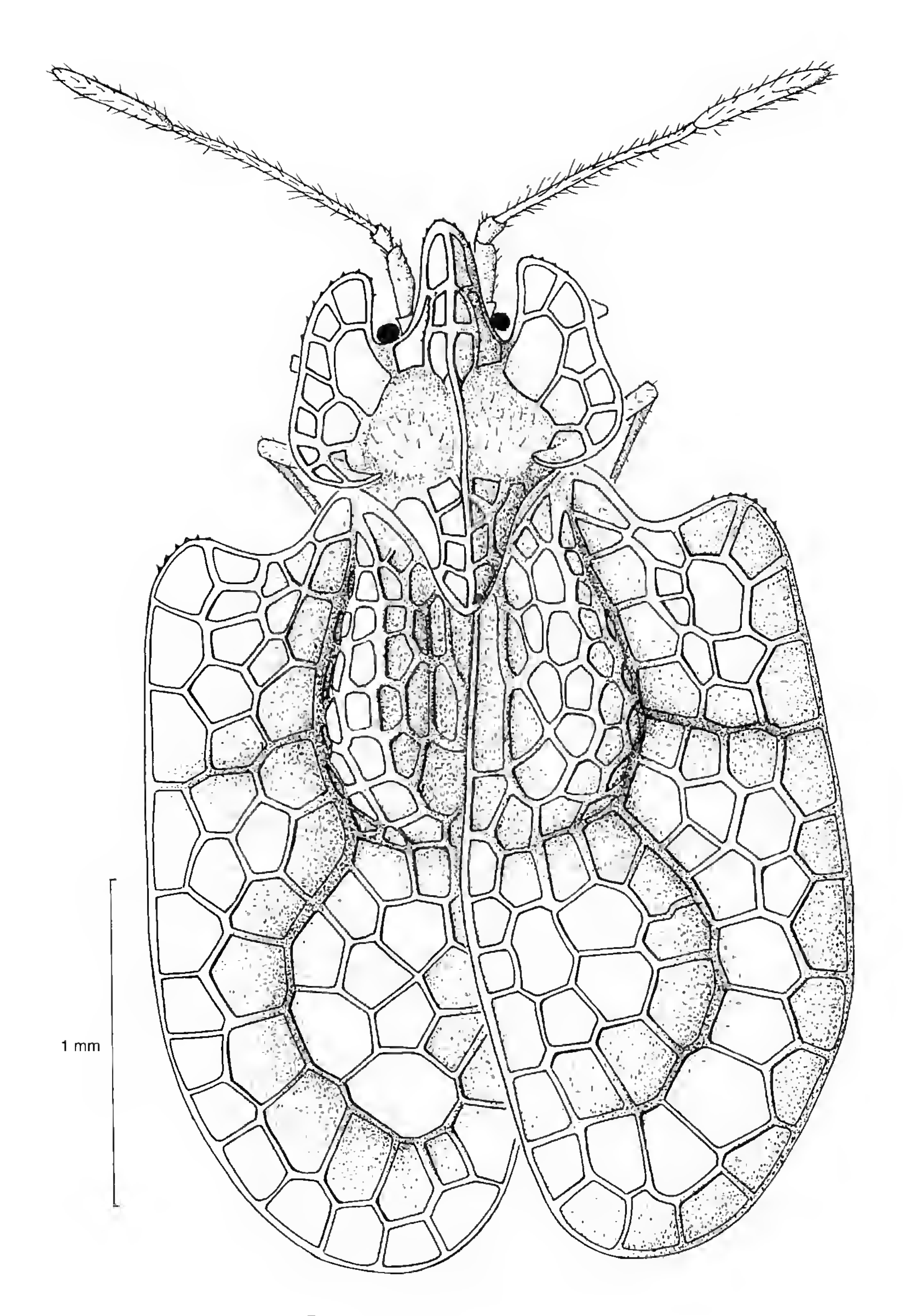


FIG. 4. — *Dicysta serrata* n.sp., habitus.

the abdomen, sharply widened from the base, lateral margins finely serrate near the base with six small spines; costal area wide, four areolae deep at base, these rather large, biseriate at apex, the areolae slightly larger than at base. Subcostal and discoidal areas strongly elevated, forming a prominent tumid region; sutural area uniseriate along the side of discoidal area and biseriate thereafter.

REMARKS

The genus *Dicysta* was founded by Champion in 1898 for a single species from Panama and enlarged by Drake in 1922. The two species described above are placed in the genus *Dicysta*, despite the fact that they lack a short, obtuse frontal spine, as specified in the description of this genus by Champion (1898), and that their rostral groove is open in front. In addition, they have a lower and less inflated posterior pronotal process and narrower paranota than most other species of *Dicysta*.
The new differ in having the paranotal process triseriate in *D. neocaledonica* n.sp. and biseriate in *D. serrata* n.sp.; the costal area pentaseriate at the base in *D. neocaledonica* n.sp. and quadriseriate in *D. serrata* n.sp.; the side of the hemelytra pubescent in *D. neocaledonica* n.sp. and glabrous in *D. serrata* n.sp.; and the hood much wider in *D. neocaledonica* n.sp. than in *D. serrata* n.sp. To separate the species of *Dicysta* from the Australasian region, an identification key is given below.

KEY TO THE AUSTRALASIAN SPECIES OF *Dicysta*:

1. Paranota strongly reflexed 2
— Paranota not reflexed 3
2. Hood and posterior process of nearly equal size .... *D. parilis* Drake, 1939
— Hood larger than posterior process .... *D. cara* Drake, 1939
3. Hood as high as posterior process .... *D. serrata* n.sp.
— Hood higher than posterior process .... *D. neocaledonica* n.sp.

DISTRIBUTION

The genus *Dicysta* has a Gondwanan distribution. Four species are found in the Australian region: two in Queensland and two in New Caledonia. The other species are neotropical, being found in Brazil, Panama, Peru and Paraguay.
The two new species are present in the two evergreen rainforests (Rivière Bleue), but absent from the sclerophyllous forests sampled. The primary rainforest of Rivière Bleue has been divided into various study plots. Plot 6 (alt. 160 m), which is a part of the forest on ultramafic alluvium, is botanicaly different from plot 7 (alt. 170 m), situated on sloping peridotic colluvium (see Bonnet de Larbogne *et al.* 1991; Jaffré & Veillon 1990). *D. neocaledonica* n.sp. was present only in the alluvial plot 6, whereas *D. serrata* n.sp. was present only in the deeply-sloping plot 7.

Acknowledgements

I am most grateful to J. Péricart for advice during this study and to T. Henry of the Smithsonian Institution, Washington DC, for the loan of specimens of *D. parilis* Drake and *D. cara* Drake. This work is supported by a grant from the Société entomologique de France (leg. Germaine Cousin) and forms part of the Museum program: "Biodiversité terrestre en Nouvelle-Calédonie".

REFERENCES

Bonnet de Larbogne L., Chazeau J., Tillier A. & Tillier S. 1991. — Milieux naturels néo-calédoniens : la Réserve de la Rivière Bleue, *in* Chazeau J. & Tillier S. (eds), *Zoologia neocaledonica*, volume 2. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (A) 149 : 9-17.

Champion G. C. 1898. — Rhynchota, *in* Godman & Salvin (eds), *Biologia Centrali-Americana, Hemiptera-Heteroptera* 2: 33-193.

Drake C. J. 1922. — The genus *Dicysta* Champion (Hemiptera). *Annals of the Carnegie Museum* 13 (3-4): 269-273.

— 1939. — Three new species of Tingitidae (Hemiptera) from Australia. *Pan-Pacific Entomologist* 15 (2): 87-88.

Guilbert E., Baylac M. & Najt J. 1995. — Canopy arthropod diversity in a New Caledonian forest sampled by fogging. *Pan-Pacific Entomologist* 71 (1): 3-12.

Guilbert E. & Casevitz-Weulersse J. 1997. — Caractérisation de la myrmécofaune de la canopée de forêts primaires de Nouvelle-Calédonie échantillonnée par fogging, *in* Najt J. & Matile L. (eds), *Zoologia neocaledonica*, volume 4. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (A) 169 : 357-368.

Guilbert E., Chazeau J. & Bonnet de Larbogne L. 1994. — Canopy arthropod diversity of New Caledonian forests sampled by fogging: preliminary results. *Memoirs of the Queensland Museum* 36 (1): 77-85.

Jaffré T. & Veillon J.-M. 1990. — Étude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 12 (3-4): 243-273.

Submitted for publication on 24 January 1997;
accepted on 3 March 1997.

Instructions aux auteurs

La ligne éditoriale

Zoosystema est une revue consacrée à l'inventaire, l'analyse, et l'interprétation de la biodiversité animale. Elle publie des résultats originaux de recherches en zoologie, particulièrement en systématique et domaines associés : morphologie comparative, fonctionnelle et évolutive ; phylogénie ; biogéographie ; taxinomie et nomenclature...

Un numéro de *Zoosystema* pourra être consacré à un thème particulier sous la responsabilité d'un éditeur invité.

Les auteurs devront suivre le *Code International de Nomenclature Zoologique*. Il est recommandé que le matériel-type soit, au moins en partie, déposé dans les collections du MNHN.

Les manuscrits, dont le nombre de pages n'est pas limité *a priori*, devront suivre rigoureusement les recommandations aux auteurs (voir ci-dessous), et seront adressés à la revue:

Service des Publications Scientifiques du Muséum
Zoosystema
57 rue Cuvier
F-75231 Paris cedex 05
Tel : (33) 01 40 79 34 38
Fax : (33) 01 40 79 38 58
e.mail : bulletin@mnhn.fr

Tout manuscrit non conforme à ces instructions sera retourné pour mise au point. Chaque manuscrit est évalué par deux rapporteurs, ou plus.

Instructions aux auteurs

Chaque manuscrit soumis (y compris les illustrations) doit être présenté en trois exemplaires au format A4, avec un double interligne et des marges d'au moins 3 cm ; chaque page sera numérotée. Les illustrations originales seront jointes au manuscrit définitif, ainsi qu'une disquette 3.5" de format Apple Macintosh ou compatible IBM (traitement de texte Word de préférence), qui devra contenir également les tableaux et éventuellement les illustrations (Adobe Illustrator, Photoshop ; Deneba Canvas).

Le format

Les manuscrits, écrits en français ou en anglais, doivent être structurés comme suit :

- titre, si possible bref, en français et traduit en anglais ; un titre courant doit être proposé ;
- nom(s) et prénom(s) de(s) auteur(s) suivis de leur(s) adresse(s) professionnelle(s), en indiquant si possible le numéro de télécopie et l'adresse électronique ;
- résumés écrits en français et en anglais (800 signes au maximum chacun), suivis des mots clés et « key words » ;
- dans le texte courant, utiliser les italiques pour tous les noms en latin (taxons de rang générique et spécifique, *et al.*, *e.g.* ...) ;
- dans le texte courant, les références aux auteurs seront en minuscules, ex. Dupont (2001), Dupont (2001, 2002), (Dupont 2001 ; Durand 2002), Dupont (2001 : 1), Dupont (2001, fig. 2).
- dans le texte courant, les références aux illustrations et aux tableaux de l'article seront présentées ainsi : (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Figs 3, 6), (Figs 3-5) ; (Tableau 1) ;
- les remerciements seront placés à la fin du texte, avant les références bibliographiques ;
- les références bibliographiques doivent suivre les exemples donnés ci-dessous ;
- indiquer dans la marge l'emplacement des illustrations ;
- donner les légendes des figures sur une feuille séparée.

Les illustrations

Les illustrations au trait doivent être réalisées à l'encre de Chine ou être fournies en impression laser. Les photographies, bien contrastées, seront sur fond noir ou blanc. Elles pourront être regroupées, et dans ce cas, identifiées par une lettre en capitales (A, B, C...). Les planches photographiques, de préférence placées dans le corps de l'article et non regroupées à la fin de celui-ci, doivent être traitées et numérotées comme des figures. Les illustrations pourront être assemblées sur une colonne (70 × 190 mm) ou sur toute la largeur de la

justification (144 × 190 mm). Si possible, les légendes (et lettrages) ne devraient pas figurer sur les originaux. Ils seront disposés, alors, sur un calque joint à chaque figure, la rédaction se chargeant de les placer. Chaque figure doit comporter une échelle métrique. Les tableaux et graphiques, à inclure dans le manuscrit, doivent pouvoir être imprimés sur une page et rester lisibles après réduction éventuelle. Des photographies en couleur pourront être publiées moyennant une participation financière de ou des auteurs.

Références bibliographiques

Høeg J. T. & Lützen J. 1985. — Comparative morphology and phylogeny of the family Thompsoniidae (Cirripedia: Rhizocephala: Akentrogonida) with description of three new genera and seven new species. *Zoologica Scripta* 22: 363-386.

Röckel D., Korn W. & Kohn A. J. 1995. — *Manual of the living Conidae, volume 1: Indo-Pacific region*. Christa Hemmen, Wiesbaden, 517 p.

Schwaner T. D. 1985. — Population structure of black tiger snakes, *Notechis ater niger*, on offshore islands of South Australia: 35-46, *in* Grigg G., Shine R. & Ehmann H. (eds), *Biology of Australasian Frogs and Reptiles*. Surrey Beatty and Sons, Sydney.

Épreuves et tirés à part

Les épreuves seront adressées à l'auteur ou au premier auteur (sauf indication contraire) et devront être retournées corrigées sous huitaine. Les corrections, autres que celles imputables à la rédaction ou à l'imprimeur, seront à la charge des auteurs. Le(s) auteur(s) recevront gratuitement vingt-cinq tirés à part pour les articles jusqu'à cinquante pages (au-delà, consulter la rédaction) ; les tirés à part supplémentaires seront à commander sur un formulaire joint aux épreuves.

Soumettre un article pour publication dans *Zoosystema* implique que celui-ci n'ait pas été soumis dans une autre revue. Les droits de reproduction de l'article, y compris les illustrations, sont réservés à la revue. La reproduction de tout ou partie de l'article doit faire l'objet d'une demande écrite préalable, adressée à la rédaction.

Scope of the Journal

Zoosystema is a journal devoted to the inventory, analysis and interpretation of animal biodiversity. It publishes original results of zoological research, particularly in systematics and related fields: comparative, functional and evolutionary morphology, phylogeny, biogeography, taxonomy and nomenclature...

A complete issue of *Zoosystema* may be devoted to several papers on a single topic under the responsability of an invited editor.

Papers should follow the *International Code of Zoological Nomenclature*. We recommend to the authors to deposit in the MNHN collections, at least a part of the type material.

Manuscripts, without limitation of the number of pages, must conform strictly with the instructions to authors and will be sent to the Editor:

Service des Publications Scientifiques du Muséum
Zoosystema
57 rue Cuvier
F-75231 Paris cedex 05
Tel : (33) 01 40 79 34 38
Fax : (33) 01 40 79 38 58
e.mail: bulletin@mnhn.fr

Instructions to authors

Manuscripts must be submitted in triplicate in A4 format, double spaced, with margins of at least 3 cm and all pages numbered. The original figures should be sent with the revised manuscript, as well as a 3.5" disquette Apple Macintosh or IBM-compatible (Word, Word Perfect...) format, which will also contain tables ans possibly figures (Adobe Illustrator, Photoshop ; Deneba Canvas).

Format

Papers are to be written in simple and concise French or English. They should be organized as follows:

- a brief title in English and French;
- a suggested running head;
- name(s) of author(s), followed by their full professional address(es) and, if possible, Fax number and e-mail;
- abstracts (in English and French) not exceeding 800 signs each, with key words and "mots clés";
- text with italicized words for Latin (taxa of generic and specific ranks, *et al.*, ...);
- references to authors in main text should be pre-

sented as follows: Smith (2001), Smith (2001, 2002), (Smith 2001), (Smith 2001; Cary 2002), Smith (2001: 1), Smith (2001, fig. 2);
- references to illustrations and tables should be indicated as follows: (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Figs 3, 6), (Figs 3-5); (Table 1);
- keep acknowledgements short and place them at the end of the text;
- give captions to illustrations on a separate sheet;

Illustrations

The editorial board will pay special attention to the quality and pertinence of illustration.

Line drawings must be in Indian ink or high quality laser printouts; high contrast photographs, placed on white or black backgrounds, are required. These can be grouped into Figures and their elements and identified by letters A, B, C ... Plates are not placed at the end of the article: they will be considered as figures and numbered as such. Arrange Figures to fit one or two columns (70 × 190 mm or 144 × 190 mm). No diagram or table is to exceed one page. Letters, numbers, etc., for each figure, are to be indicated on an accompanying overlay, not on the original figure. A scale bar is needed for each figure.

References

Høeg J. T. & Lützen J. 1985. — Comparative morphology and phylogeny of the family Thompsoniidae (Cirripedia: Rhizocephala: Akentrogonida) with description of three new genera and seven new species. *Zoologica Scripta* 22: 363-386.

Röckel D., Korn W. & Kohn A. J. 1995. — *Manual of the living Conidae, volume 1: Indo-Pacific region.* Christa Hemmen, Wiesbaden, 517p.

Schwaner T. D. 1985. — Population structure of black tiger snakes, *Notechis ater niger*, on offshore islands of South Australia: 35-46, *in* Grigg G., Shine R. & Ehmann H. (eds), *Biology of Australasian Frogs and Reptiles.* Surrey Beatty and Sons, Sydney.

Proofs and reprints

Proofs will be sent to the first author for correction and must be returned within eight days by express mail. Author(s) will receive twenty-five offprints free of charge (for paper up to 50 pages; for paper exceeding 50 pages, consult the redaction); further offprints can be ordered on a form supplied with the proofs.

Les articles de ce volume doivent être cités comme suit :
The articles of the present volume should be cited as follows:

Ineich I. & Rasmussen A. R. 1997. — Sea snakes from New Caledonia and the Loyalty Islands (Elapidae, Laticaudinae and Hydrophiinae). *Zoosytema* 19 (2-3) : 185-193.

Mise en page
Noémie de la Selle
Packaging Editorial

Achevé d'imprimer
sur les presses de l'Imprimerie Durand
28600 Luisant (France)
Juillet 1997
Dépôt légal : 65366

Printed on acid-free paper
Imprimé sur papier non acide

Date de distribution le 31 juillet 1997

zoosystema 1997 • 19 (2-3)

Conception Graphique : Isabel Gautray ISSN : 1280-9551

Vente en France
Muséum national d'Histoire naturelle
Diffusion Delphine Henry
57, rue Cuvier, 75005 Paris,
France
Tél. : 33 - 01- 40 79 37 00
Fax : 33 - 01- 40 79 38 40
e.mail : dhenry@mnhn.fr

Sales Office (France excluded)
Backhuys Publishers
Dr. W. Backhuys
P.O. Box 321 2300 AH Leiden
The Netherlands
Tél. 31 -71- 517 02 08
Fax : 31 71- 517 18 56
e.mail · backhuys@euronet nl

